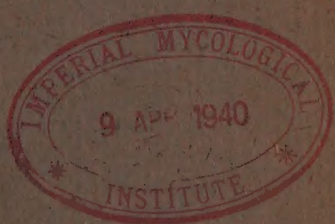
1939 № 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES
DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ ПО ЗООЛОГИИ:

Материалы по вредителям животноводства в фауне преимущественно Южного Казахстана. Под редакцией заслуж. деятеля науки Е. Н. Павловского. (Труды Казахстанского филиала, вып. 2). 1937. 348 стр. (100 фиг.), 6 вклеек. Ц. в пер. 12 руб.

Никольский, Г. В. Рыбы Таджикистана (Труды Таджикской базы. Том VII. Зоология и паразитология). 1938. 228 стр. 62 рис. Ц. в пер. 15 р.

Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. 1937. 640 стр., 10 вкл. Ц. в пер. 25 руб.

Проблемы паразитологии и фауны Туркмении (СОПС и Наркомздрав Туркменской ССР. Труды СОПС. Серия Туркменская, вып. 9). 1937. 372 стр. 78 рис. Ц. в пер. 17 руб.

Труды Зоологического института. Том IV, вып. 3—4. 1937. 2 ненум. стр.+208 стр., 33+1 табл. Ц. 12 руб.

Труды Зоологического института. Том IV, вып. 5. А. М. Дьяконов. Монографический очерк морских звезд северо-западных частей Тихого океана (Echinodermata Asteroidea). 1. Род Leptasterias Fisher (с 20 табл.). Введение. Таблицы для определения видов рода Leptasterias, встречающихся в восточных водах Союза. Описание родов и видов. Объяснение таблиц. Таблицы рисунков. 1938. 2+749—914 стр.+20 табл. Ц. 10 руб.

Труды Зоологического института. Том V, вып. 1. Н. Я. Кузнецов. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым). 1938. 85 стр. Ц. 4 руб. 50 коп.

Труды Зоологического сектора. Том II. (Грузинский филиал). 1938. 194 стр. Ц. 8 руб. 50 коп.

Труды Полярной комиссии. Вып. 30. Н. А. Остроумов. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. 1937. 116 стр. Ц. 4 руб.

Тугаринов, А. Я. и Козлова-Пушкарева, Е. В. Жизнь птиц на зимовке в Кызылагачском заповеднике им. С. М. Кирова. Труды Азербайджанского филиала, XXXVI. Зоологическая серия. 1938. 110 стр. (карта)+22 рис. Ц. 6 руб.

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯТЬ:

Конторе по распространению изданий „Академкнига"

Москва, Больш. Черкасский пер., д. № 2.

Филиалам Конторы „Академкнига"

Ленинград, 104, проспект Володарского, 53-а.
Киев, ул. Свердлова, 15.
Харьков, 3, ул. Свободной Академии, 13.
Одесса, ул. 10-летия Красной Армии, 28.
Ростов на Дону, ул. Энгельса, 68.
Минск, Советская, 57.

Подписным пунктам „Академкнига"

Новосибирск, Центр. почтамт БОСК, 47.
Свердловск, ул. Малышева, 31/8.
Горький п/я № 46.
Саратов, Советская, 3, кв. 18.
Воронеж, ул. Таранченко, 34, кв. 26.
Тбилиси, ул. Барнова, 22.
Ташкент, Главный почтамт, п/я № 128.

Заказы принимаются также доверенными, снабженными удостоверениями Конторы „Академкнига".

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 3

По независящим от автора причинам в статье Б. Г. Новикова заверстаны не соответствующие представленным автором рисунки на фиг. 9 и 11.

„Известия АН, серия биологическая" № 3, 1939 г.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1939 ★ Moscou

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров
Заместители ответственного редактора: акад. И. И. Шмальгаузен,
чл.-кор. АН СССР Х. С. Коштоянц

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

Н. А. БЕЛОВИЦКАЯ и Е. И. ГРЕЧУХИН

ОБ ОДНОДОМНОЙ КОНОПЛЕ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Конопля является единственным двудомным растением полевой культуры с разновременным созреванием обоих полов. Разделение и обособление растений на мужские и женские у конопли выражено очень резко не только по половым признакам, но и по ряду важнейших хозяйственных признаков: по длине вегетационного периода (посконь созревает раньше матерки на 20—35 дней), по урожайности (урожай волокна у поскони равен 30—35% общего урожая), по качеству волокна (у матерки волокно грубее, короче и толще, чем у поскони), по проценту выхода волокна (у поскони выход волокна выше), а также по ряду других биологических, физиологических и морфологических признаков. Все это значительно затрудняет механизацию культуры конопли в производстве. Благодаря разновременному созреванию мужских и женских растений невозможно осуществить механизацию уборки и высококачественную первичную обработку конопли.

Двудомность конопли отражается и на успехах селекции, т. е. методы селекционной работы (массовый и индивидуальный отборы, скрещивание и проч.) у конопли не дают такого быстрого эффекта, как у однодомных полевых растений. Отобранный по тем или иным признакам тип растений конопли, благодаря гетерозиготности, значительно труднее закрепляется в потомстве[1].

Генетическое изучение конопли, по сравнению с изучением других культур, сильно отстало. Конопля считается одним из труднейших объектов для генетических исследований. Систематика и сортоизучение конопли разработаны очень слабо. Получение форм и сортов конопли с одновременным созреванием поскони и матерки, а также однодомных форм, имеет крупнейшее теоретическое и практическое значение. Переделка природы растения, изучение важнейшей проблемы природы пола у конопли одновременно связаны и с важнейшей практической задачей — с получением сортов высокоурожайных, пригодных для механизации уборки и первичной обработки.

Краткий обзор литературных данных

В последнее время вопросам пола у растений в русской литературе уделяется достаточно много внимания. За весьма короткий срок появились довольно полные сводные работы Л. П. Бреславец (1934), М. А. Розановой (1935), В. Р. Рыжкова (1936) и т. д. Поэтому мы остановимся только на некоторых работах по конопле, которым вышеупомянутые авторы не уделили внимания.

[1] Например, проф. Devey (США), чтобы закрепить у конопли признак простого листа (форма Simple-leaf), проводил отбор в течение 10 лет.

Как весьма ценное волокнистое растение конопля культивируется очень давно и давно земледельцами было замечено, что резкое разделение растений на мужские и женские является сильно отрицательной ее особенностью, которую нужно было преодолеть. Наблюдения за числом мужских и женских растений в разные годы при разных условиях культуры показали, что часто процент поскони в посеве бывает меньше, чем матерки; обратное явление наблюдалось значительно реже. На основании этого было проведено весьма много опытов с целью уменьшения процента поскони до такого количества, которое, обеспечивая нормальное опыление матерки, в то же время исключало бы необходимость ручной ее уборки. Из серии этих опытов остановимся только на самых главных.

Опыты с семенами. Наибольшее количество исследований имело целью выяснить зависимость пола растений от количественных и качественных признаков семян. Испытывались семена: тяжелые и легкие, крупные и мелкие, зрелые и недозрелые; по форме семена удлиненные и округлые, приплюснутые и шаровидные; по окраске семена с темной или светлой окраской с мозаикой и, наконец, быстро и медленно прорастающие семена.

Однако эти исследователи (Marz, Haberlandt, Heyer, Hoffman, Briosi et Togmini, Manicardi, Fruwirth, Морозов, Третьяков и др.) либо вовсе не получили ожидаемых результатов, либо наблюдали небольшие сдвиги в положительную или отрицательную сторону, иногда, может быть, потому, что в своих опытах они имели малое число растений. Когда же опыты проводились в разные годы, то получались противоречивые данные: в один год процент поскони в травостое был выше, а в другой год, наоборот, в травостое было больше матерки.

Влияние удобрений изучалось и изучается в настоящее время. В большинстве случаев с увеличением количества удобрений замечалось увеличение процента женских растений (на 10—12%, иногда и больше), а в других случаях и этого отмечено не было.

Влияние сорта. При сортоиспытании в разных географических зонах неоднократно наблюдалось, что в обычные по метеорологическим условиям годы у южных сортов конопли (итальянской, японской, кавказской) процент поскони доходит до 30—35 (Плотников, 1931 и др.), тогда как в засушливые годы, наоборот, у этих же сортов процент поскони в травостое достигает 60—70% (1934 год в средней зоне СССР).

Влияние возраста пыльцы. Цезальский отметил, что опыление женских цветов свежей пыльцой дает от 85 до 90% мужских растений, а опыление пыльцой 12-часового возраста дает до 90—100% женских растений. Однако в опытах Лилиенфельд, Бессей, Боз и других исследователей, бравших для опыления пыльцу даже 60-часового возраста, таких резких колебаний не наблюдалось и, как правило, процент поскони от семян, полученных при опылении пыльцой разных возрастов, колебался часто в пределе ошибки.

При оценке влияния густоты посева, фотопериодизма и ряда других факторов не обнаружилось надежных и значительных различий между контролем и наиболее крайними вариантами по количеству мужских и женских растений. Отсюда большинство исследователей обычно пишет, что „половая дифференциация" происходит уже при образовании самого семени (Третьяков, 1898). Колебания и частое снижение процента поскони, как доказано многими исследователями (Корренс, 1928; Працт и др.), происходит оттого, что: 1) мужские растения менее стойки в неблагоприятных условиях, и поэтому значительный процент их в период прорастания и вегетации гибнет и 2) пыльцевые зерна с задатками мужского пола, в конкуренции с пыльцой, имеющей женские задатки, — менее жизнеспособны.

Этим в основном и объясняются колебания процента поскони у одного сорта в одинаковых условиях произрастания и при одинаковых агротех-

нических условиях в разные годы. Но эти опыты по изменению соотношения полов у конопли не дают достаточных и надежных результатов, на основании которых можно было бы сделать сколько-нибудь определенные выводы.

Научная разработка природы половых различий началась только в XIX веке, а до этого времени среди биологов господствовало мнение, что признаки пола определяются только факторами внешней среды. Со времени вторичного открытия работ Менделя многочисленными опытами генетиков и цитологов было показано, что большую роль в определении пола играют и наследственные особенности организмов. Несмотря на эти данные, не все биологи разделяют мнение цитологов и генетиков, что создает две различных системы или школы взглядов на вопросы пола. Как в одном, так и в другом направлении взглядов нет полного единства в понимании причин проявления пола, но все генетические теории сходятся на том, что половые различия обусловливаются в наибольшей степени наследственными особенностями, а условия окружающей среды могут способствовать или тормозить проявление этих особенностей. По мнению представителей физиологической теории, половые различия у организмов обусловливаются влиянием факторов внешней среды. Поэтому, изменяя условия выращивания и воспитания организмов, можно легко изменить и выражение пола.

Первые работы по генетическому изучению особенностей пола у конопли были проведены Мак-Фи (1924). Он показал, что при искусственном самоопылении женских интерсексов собственной пыльцой и при опылении обычных пестичных растений пыльцой интерсексов в F_1 получаются исключительно женские особи, тогда как опыление пыльцой от мужских растений дает как мужские, так и женские растения. Это, по мнению автора, показывает, что мужские растения являются потенциальными носителями наследственных задатков женского пола. Полученные результаты опытов позволили автору утверждать, что у конопли женский пол гомогаметичный, а мужской гетерогаметичный.

Позже данные Мак-Фи подтвердил Хирата (1927) в своих генетических и цитологических исследованиях. По мнению Хирата, женские растения конопли имеют, кроме аутосом, XX-хромосомы, а мужские XY-хромосомы и аутосомы.

Генетическое изучение пола у конопли Хирата начал с 1927 г. Он получил интерсексы в результате травматических повреждений и произвел самоопыление и скрещивание их по такой схеме:

а) самоопыление женских растений (интерсексов);
б) скрещивание женских интерсексов с женскими интерсексами;
в) скрещивание женских интерсексов с мужскими интерсексами;
г) скрещивание мужских интерсексов с мужскими интерсексами.

В первом опыте (а) он имел 10 растений, большинство которых были интерсексы. Скрещивания между женскими интерсексами (б) дали: чисто женских растений 60, женских интерсексов 222 и 1 мужское растение. Повторное опыление этих чисто женских растений пыльцой женских интерсексов снова дало 64 чисто женских растения, 16 интерсексов и 1 мужское растение. В этом опыте, хотя было взято небольшое число растений, но результаты работ Мак-Фи подтвердились.

Скрещивания женских растений с мужскими интерсексами (в) в полевых условиях и в вегетационном домике дали: женских растений 40, мужских 7 и мужских интерсексов 25, т. е. здесь не было того превышения женских растений, которое наблюдалось в предыдущих опытах. Скрещивания между мужскими интерсексами дали: 6 женских и 2 мужских растения.

Рассмотрение всего материала привело Хирата к выводу, что наличие у конопли разных интерсексов в нормальных условиях выращивания говорит о присутствии в организмах факторов обоих полов. Ссылаясь на дан-

ные Гольдшмидта и Бриджеса, он подчеркивает, что валентность факторов или энзим пола у конопли, повидимому, разная. Впоследствии автор сообщил, что повторное самоопыление женских интерсексов из того же материала с каждой генерацией увеличивает число интерсексов, причем количество обычных женских растений уменьшается.

Получив эти данные, Хирата продолжал работу дальше с целью проследить особенности в наследовании полученных интерсексов. В своем очень кратком сообщении (1931) он заявил, что интерсексуальность как у конопли, так и у шпината наследуется.

Работая в 1928—1930 гг. с индийской коноплей, Боз (Bose) отметил, что в посевах ее встречается от 16.3 до 21.7% однодомных форм как мужского, так и женского типа. Для того чтобы проверить результаты опытов тех исследователей, которые защищали физиологическую теорию определения пола, он отобрал типичные раздельнополые формы, которые давали бы в потомстве небольшой процент однодомных растений. В короткий срок автору удалось получить ряд номеров (как Н-17), которые имели до 1.5% однодомных растений, иначе говоря, путем простого отбора этому исследователю удалось резко уменьшить число однодомных форм у индийской конопли.

Переходя к опытам другой школы исследователей, отметим, что наибольшее количество опытов с коноплей было проведено Шаффнером (Schaffner, 1920—1933).

В основном, его опыты сводились к посеву конопли осенью в теплице с таким расчетом, чтобы цветение проходило в зимний период. В результате таких посевов как мужские, так и женские растения имели цветки противоположного пола; это, по мнению автора, показывает, что с помощью хромосомальной теории нельзя объяснить природу половых явлений. Изменения и превращения пола Шаффнер, как правило, наблюдал только у мужских растений. Превращение цветков от мужского в женский идет через длинный ряд промежуточных состояний, которые Шаффнер разделил на 12 ступеней или типов (1931). Однако посевы в поле в апреле месяце у Шаффнера давали только нормальные мужские и женские растения в отношении 1 : 1.

Вопрос о влиянии укороченного дня на выражение пола исследовал и Мак-Фи у целого ряда сортов конопли. Однако он не наблюдал такого резкого превращения полов, как сообщал Шаффнер. Мак-Фи также подчеркивает, что разные сорта по-разному реагируют на укороченный день. Имеются сорта, которые совершенно не реагируют на такое воздействие и дают чисто мужские и чисто женские цветки, а другие, наоборот, на укороченный период освещения реагируют очень резко.

Притчард (Pritchard) еще в 1916 г. провел опыт с целью выяснить влияние травматических повреждений на выражение пола у конопли (он удалял листья, ветви, цветы). Притчард и другие исследователи (Боз, Бессей и т. д.) отметили, что в результате таких повреждений происходит превращение пола, а по данным Притчарда, у поскони процент превращенных цветочков больше, чем у материки.

Для более полного выяснения поведения признаков пола у конопли и ясного познания поведения различных типов однодомности необходимо кратко остановиться еще на изменчивости признаков пола под влиянием окружающей среды.

Известно, что наиболее резкое влияние на изменение пола у конопли оказывают укороченный день и травматические повреждения. Необходимо добавить, что различные географические формы по-разному склонны к проявлению однодомности. У некоторых форм укороченный день и другие реагенты вызывают значительно большее количество цветков другого пола, чем у других. Другие признаки конопляного растения (тип соцветия, реже — длина вегетационного периода, соотношение полов и т. д.) под влиянием укороченного дня изменяются слабее и, в основном, остаются

такими же, как у нормальных растений в обычных условиях. Хотя укороченный день и травматические повреждения у разных сортов конопли дают разный процент превращения пола как по числу растений, так и по количеству превращенных цветков на одном растении, однако, превращение пола у однодомных растений выражено в более резкой степени, чем у типичных раздельнополых индивидов.

При опытах по изменчивости пола у конопли имеют значение также и сроки посева. Более поздние посевы (в июне и в июле) дают сравнительно большой процент превращения пола. Низкая температура влияет на мужские растения сильнее, чем на женские. Это легко можно наблюдать при посевах южных сортов на севере, когда нередко почти все цветки мужских растений при пониженной температуре в период цветения имеют от одного до пяти рылец.

Интересно отметить, что у растений с измененным вышеуказанными агентами полом обычно образуется сравнительно небольшое количество цветков противоположного пола. С прекращением воздействия, если растение будет нормально вегетировать, оно продолжает давать только цветки основного пола. У таких растений цветки с превращенным полом обычно располагаются у основания соцветия, и их строение чаще обнаруживает разные степени аномалий; того разнообразия в строении и сочетании цветков обоих полов, которое наблюдается у однородных форм, собранных среди обычных посевов, при таких опытах получить не удается.

В СССР вопрос о получении однодомных и одновременно созревающих сортов конопли был резко поставлен с переходом к крупному социалистическому хозяйству. Было вполне ясно, что проводить выборку поскони руками на больших массивах невозможно, надеяться на механизацию этого процесса тоже нет никаких оснований, и поэтому еще с 1929—1930 гг. встал вопрос о переделке конопли в однодомное растение по типу кукурузы, ржи и т. п. На основании этого с 1930 г. в планах соответствующих исследовательских институтов был поставлен вопрос о селекции новых однодомных сортов конопли.

В последующие годы эта работа наиболее успешно проводилась в ВИР (Сизов, 1935, 1937) и в Институте конопли (1935, 1937). В результате разработки вопроса уже выделен ряд сортов одновременно созревающей конопли, которые в настоящее время сданы для сортоиспытания и районирования. Кроме того, была проведена большая работа по изучению биологических особенностей различных типов однодомных растений.

Полученные данные

Описание однодомных форм. В 1931 г. при отборе материала японской, итальянской и кавказской конопли для закладки селекционного питомника были взяты и однодомные растения с целью изучения их наследования и для получения сортов однодомной конопли. В 1932 г. однодомность проявилась у 13 из 30 отобранных растений, причем у трех семей итальянской конопли совершенно не было поскони. Это неожиданное и чрезвычайно интересное поведение растений заставило в 1932 г. детально обследовать массивы хозяйственных посевов совхоза „Стрелка" Краснодарского края. Были просмотрены до 450 га японской конопли, 80 га итальянской, 4 га кавказской конопли и собрано до 600 однодомных растений.

В 1933—1934 гг. такой отбор продолжался в посевах южной и среднерусской конопли, попутно были просмотрены и образцы мировой коллекции.

Пол у однодомной конопли выражается весьма разнообразно: цветки у мужских и женских растений встречаются в трех разных формах: мужской, женской и обоеполой.

Однодомные растения по количеству и расположению обоеполых цветков и цветков мужского и женского полов представляют большое разнообразие. Соотношение мужских, женских и обоеполых цветков у разных однодомных растений сильно разнится. Если у растений один пол ясно преобладает, то цветки противоположного пола у них располагаются или в пазухах листьев в виде одиночных цветков, или собраны в группы (от 5 до 20 шт.), то мозаично разбросаны по всему соцветию, то расположены на отдельных боковых веточках. Наконец, могут встречаться растения типичного гинандроморфного строения (фиг. 1). Очень редко встречаются растения со всеми обоеполыми цветками.

Фиг. 1. Гиногермафродитоид

Фиг. 2. a) Феминизированная поcконь; b) обычное мужское растение

Разнообразие характера проявления однодомности у различных сортов конопли, а также различное поведение повторно высеянных однодомных растений показали, что необходима соответствующая классификация однодомных растений конопли.

На основании поведения первичных половых признаков у конопли можно выделить три основных типа интерсексов: мужские, женские и гермафродитные. Так как они, кроме того, различаются и рядом других важных признаков, то каждый из них разделен на 2 подтипа: так, среди обычных мужских интерсексов встречаются однодомные мужские формы с компактным соцветием, типичным для женских растений. Характерной особенностью этого типа растения конопли является не только сходство по внешности с типичной матеркой, но они имеют более длинный период вегетации, и поэтому такие формы выделены в подтип — мужской феминизированный (фиг. 2). Наоборот, среди женских однодомных форм встречаются растения женские, но с габитусом поскони, т. е. имеют метель-

чатое соцветие с очень тонкими длинными боковыми веточками 2-го—3-го порядка и очень короткий период цветения. Такие формы отнесены в подтип женский маскулинизированный (фиг. 3). Для наглядности приводим схему классификации (фиг. 4) разных типов и подтипов однодомных растений с их символическими обозначениями.

Кроме хорошо выраженных типичных однодомных форм, в небольшом количестве встречаются еще переходные — либо промежуточные формы, которые трудно безоговорочно отнести к тому или иному типу, либо совершенно бесплодные формы, или с 1—5—10 уродливыми цветками, в которых можно наблюдать зачатки обоих полов.

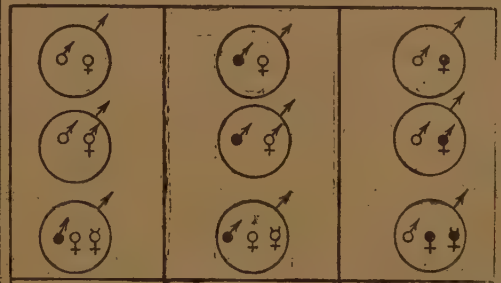
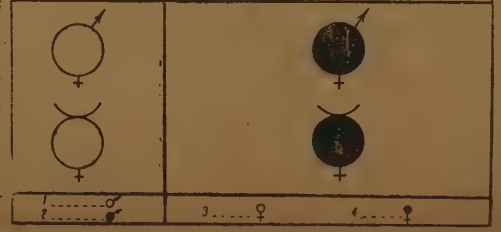
Фиг. 3. a) Обычная матерка; b) маскулинизированная матерка

Говоря о типах однодомных растений, необходимо отметить, что среди обычных посевов, где приходилось отбирать однодомные растения, встречаются еще однополые формы типа феминизированной поскони и маскулинизированной матерки. Такие формы в естественных условиях наблюдались уже давно. Так, Холуби (Holuby) еще в 1878 г. сообщил, что среди обычных растений конопли найдены однополые женские формы с соцветием и габитусом поскони (так называемые „просовидные, поникшие") под местным названием Sverepa Konopa и однополые формы с мужскими цветами, но с соцветием матерки. Однако в то время исследователи не обратили достаточного внимания на такие формы, и только теперь, звиду возможности использования этих форм для получения сортов конопли с одновременным созреванием обоих полов и для целей генетического изучения природы половых различий, такие формы получили должную оценку (в работе ВИР и других учреждений).

Частота появления вышеописанных типов в обычных посевах южной конопли (японской и итальянской) далеко не одинаковая.

Результаты 3-летнего отбора в южных сортах показывают, что у итальянской конопли чаще всего встречаются однодомные формы женского и маскулинизированного типов. У японской конопли, напротив, преобладают однодомные растения мужского обычного типа. Гермафродитные формы у этих сортов встречаются очень редко (фиг. 5).

Фиг. 4. ТИПЫ ОДНОДОМНОСТИ У КОНОПЛИ

Наименование типов	Какие образуются цветки	Условные обозначения: обычный	Условные обозначения: феминизированный	Условные обозначения: маскулинизированный	Наименование интерсексов
Мужской	Цветы в массе мужские с примесью женских				Гино-андро-монойкисты
	Цветы в массе мужские с примесью обоеполых				Гермафродито-андро-монойкисты
	Цветы мужские, женские и обоеполые				Гермафродито-гино-андро-монойкисты
Женский	Цветы в массе женские с примесью мужских				Андро-гино-монойкисты
	Цветы в массе женские с примесью обоеполых				Гермафродито-гино-монойкисты
	Цветы женские, мужские и обоеполые				Гермафродито-андро-гино-монойкисты
Гермафродитный	Пестики развиваются в мужских цветках				Андрогермафродитоиды
	Тычинки развиваются в женских цветках				Гиногермафродитоиды
Обозначения:	1 — Мужской обычный. 2 — Мужской феминизированный.				3 — Женский обычный. 4 — Женский маскулинизированный.

В мировой коллекции конопли однодомных растений обнаружено очень мало, может быть, по той причине, что образцы этой коллекции обычно состояли из небольшого количества растений. Среди образцов, склонных к однодомности, выделено два: индийская конопля и сорт Simple-leaf.

Индийская конопля в условиях Сев. Кавказа давала от 10 до 25% однодомных растений. Проявление однодомности у нее можно было наблюдать только у женских растений. Обособление и цветение мужских и обоеполых цветков у этих однодомных женских растений наблюдалось только в период созревания первых семян: внизу соцветия в 1—3 узлах появлялись мужские цветы (1—5 шт.) вполне нормального строения. Очень редко встречались растения с сильной степенью однодомности. Соотно-

Фиг. 5. Соцветия и цветки разных типов однодомных форм: а) нормальное мужское соцветие; б) соцветие с андрогермафродитоидными цветками; в) гиногермафродитоидный цветок

шение полов 1 : 1 или 1 : 3. Индийская конопля отличалась еще тем, что по времени созревания у нее нет такой резкой разницы между мужскими и женскими растениями, как это характерно для обычной конопли.

Сорт Simple-leaf, как известно, был получен американским селекционером Дьюэ (Dewey, 1918—1929) в результате гибридизации 3 рас конопли [(Ferrara × Kymington) × Bolognia]. Однодомные растения у этого сорта встречаются тоже, как правило, только женского типа и имеют недостаточное количество мужских цветов, чтобы обеспечить нормальное самоопыление растений.

Из других образцов коллекции можно выделить еще иранскую коноплю. Иранская конопля, хотя и не имела однодомных форм, но отличалась от других рас конопли тем, что у нее женские растения зацветали раньше мужских на 10—20 дней, а поэтому техническая спелость поскони почти совпадала с началом созревания первых семян.

Наследование однодомности у конопли

Поведение первой генерации. Высеянные семена первой генерации от свободного опыления однодомных, которые были собраны в обычных посевах, дают только небольшой процент однодомных расте-

ний, а в остальных семьях наблюдалось расщепление на посконь и матерку. Приведенные в табл. 1 цифры показывают, что процент семей, повторивших однодомность по разным годам и у разных сортов, неодинаковый. Степень проявления однодомности внутри семей была незначительной (в количестве от 0.2 до 11% от общего числа растений), и в основном преобладали однодомные растения женского и маскулинизированного типов. В некоторых семьях наблюдалось значительное расщепление не только по признакам пола, но и по целому ряду других признаков. Такие отклонения в последующих генерациях можно было наблюдать чаще, и поэтому мы их рассмотрим ниже.

Таблица 1

Поведение первой генерации однодомных форм разных лет отбора

Название сортов конопли	1932 г.			1933 г.			1934 г.			Всего за 3 года		
	Число номеров	Из них с однодомными растениями		Число номеров	Из них с однодомными растениями		Число номеров	Из них с однодомными растениями		Число номеров	Из них с однодомными растениями	
		число	%		число	%		число	%		число	%
Итальянская	23	7	30.4	42	25	59.5	198	99	50.0	263	131	49.8
Японская	16	6	37.5	308	187	60.7	119	75	63.0	443	268	60.4
Новгород-Северская .	—	—	—	—	—	—	23	7	30.4	—	—	30.4
Моздокская	—	—	—	—	—	—	13	3	23.0	—	—	23.0

Вторая и третья генерации. Однодомные растения этих генераций имели ряд интересных особенностей почти на всех стадиях своего развития. Поэтому мы рассмотрим поведение их потомства в каждой фазе отдельно.

Величина семян и ряд других признаков у однодомных растений сильно вариируют не только у разных растений одной семьи, но и в пределах одного растения. Наряду с крупными семенами (абс. вес 18—20 г) имелись мелкие семена с абсолютным весом в 5—9 г; наряду с округлыми семенами встречались резко удлиненные и сплюснутые с совершенно бесцветной оболочкой или мозаичные и т. д.

Еще большие различия наблюдались в быстроте их прорастания; у одних семей прорастание семян проходило быстро, а у других оно было медленным, и разница между первыми и последними всходами доходила до 25—40 дней. Накалывание иглой таких семян давало лишь частичные всходы. Некоторые семена упорно и долго не прорастали, хотя имели внешне нормальный зародыш. Также было обнаружено явление многоплодия. Семена имели 2, реже 3—4 зародыша, вполне нормальных, причем один из них обычно был меньших размеров.

Всходы. В самоопыленных однодомных семьях при начале всходов и их росте в первые 10—30 дней отмечено появление наибольшего числа отклонений от нормальных всходов конопли. Большое разнообразие наблюдалось по высоте растений (от карликовых всходов до гигантских), по форме и величине листьев (как семядольных, так и настоящих), по окраске, облиственности и другим признакам. Чтобы судить об этом многообразии у некоторых семей, приводим фиг. 6а и 6б.

Изменчивость морфологических признаков нередко в значительной степени была связана с изменениями и их физиологических особенностей.

Отмеченное выше разнообразие отклоняющихся форм свойственно чаще только определенным типам однодомных растений, именно, мужскому обычному и женскому маскулинизированному. Нужно иметь в виду, что корреляции между появлением отклонений и проявлением однодомности не наблюдалось. Однодомных растений среди отмеченных отклонений

было обычно 35—45%, а остальные растения были типичными однополыми. С изменением пола у конопли также не наблюдалось сопряженности и по другим хозяйственно-ценным признакам. Например, не отмечено никакой связи между выщеплением низкорослых растений и однодомностью, выщепляющиеся скороспелки не обязательно были однодомными и т. д. В южных районах, напротив, маскулинизированные растения южной конопли имеют бо́льшую высоту, чем обычная матерка (фиг. 7).

Фиг. 6а. Расщепление у однодомной семьи № 76

Период цветения и созревания

Дифференциация полов у конопли наступает с момента бутонизации растений, а до этого времени определить принадлежность растений к тому или иному полу пока не удается. Однодомные индивиды также могут проявляться только с этого периода или позже — в период развития большей части соцветия или даже в период созревания первых семян на женских растениях.

С образованием бутонов и началом цветения появляются однодомные растения, главным образом, андрогермафродитного и женского обычного типа. Число однодомных растений в этот период обычно небольшое.

В период развития соцветий у основной массы растений выявляются однодомные растения остальных типов, причем, в отличие от первого периода, распределение полов здесь связано с морфологическими различиями в самых соцветиях. Позже всех могут выявлять-

Фиг. 6б. Расщепление среди всходов у семей № 78 и 93

ся однодомные растения феминизированного и часть растений маскулинизированного типов.

Совпадение в цветении цветков основного и противоположных полов у разных типов имеет разную степень. Разрыв в цветении разных полов яснее всего наблюдается у однодомных растений женского обычного типа и у мужского феминизированного. Например, мужские цветы у женского

обычного типа могут появляться и зацветать на 5—20 дней позже женских цветов, а у феминизированных, наоборот, вначале идет цветение только мужских цветов, а через 10—15 дней после засыхания и осыпания некоторой части цветов ясно видно много пестичных цветов, дающих затем нормальную завязь.

У мужских и маскулинизированных однодомных растений цветение большей частью совпадает. Более редко наблюдаются случаи, когда цветение мужских и обоеполых цветков совпадает с образованием единичных семян.

Фиг. 7. Общий вид делянки с маскулинизированными однодомными растениями и обычной материкой

Среди однодомных растений имеется ряд интересных отклонений и по продолжительности цветения отдельных цветков. У обычной поскони цветок, открываясь утром, к вечеру освобождается от пыльцы, засыхает и опадает, а цветки материки могут иметь способность к восприятию пыльцы до 14—30 дней. У маскулинизированных форм отмечены случаи, когда растения, будучи посеянными на изолированных площадках, где своевременно удалялась посконь, имели период цветения женских цветков 2—5 дней, после чего быстро засыхали. Следовательно, такие цветы утрачивают способность продолжительного цветения пестичных цветов и образования при этом очень длинных рылец. При своевременном опылении такие растения через 7—15 дней дают вполне нормальные и зрелые семена.

Явление такого кратковременного периода цветения и созревания женских цветов наблюдалось не только для большинства отдельных маскулинизированных растений, но и на отдельных веточках других однодомных растений, например, с химерным типом строения соцветий (фиг. 8). Одни ветви такого растения могут иметь чисто женские цветы с нормальной продолжительностью цветения, а на других, напротив, пестичные цветы проявляются и зацветают хотя и на 10—20 дней позже, но созревают гораздо быстрее обычных завязей.

По быстроте цветения и созревания маскулинизированные растения близки к обычной поскони.

У феминизированных растений, напротив, период цветения обычно сильно растянут и может длиться свыше месяца, и поэтому они созревают одновременно с обычной материкой.

Цветение однополых цветков противоположного пола у однодомных форм большей частью происходит нормально. Стерильность наблюдается редко, а самостерильность можно наблюдать чаще. Большая склонность

к перекрестной фертильности обычно встречается у растений маскулинизированного типа и реже отмечено у женского однодомного типа. Стерильность чаще наблюдается в обоеполых цветках гермафродитных форм.

Ранее уже было отмечено, что большинство семей (от семян однодомных растений, собранных в хозяйственных посевах) в первой генерации имеет большой процент поскони и матерки, а число однодомных растений у них невелико. В последующих генерациях (2-я, 3-я и т. д.) при скрещивании и самоопылении интерсексов процент однодомных растений неуклонно возрастает, причем различные однодомные типы по признакам пола дают сложное расщепление и ведут себя по-разному. Отсюда поведение каждого из отмеченных выше типов рассмотрим отдельно и на более типичных случаях (табл. 2).

Женские (обычные) интерсексы при самоопылении в большинстве случаев дают, кроме обычных мужских и женских растений, однодомные формы и феминизированную посконь. Однодомные растения у них преимущественно женского типа, отличающиеся друг от друга только по степени образования мужских и женских цветков.

Фиг. 8. Однодомное растение химерного типа

Так, максимальное разнообразие по выражению пола наблюдалось в семье № 279 и 284, у которых женские однодомные растения имели от единичных

Таблица 2

Результаты самоопыления и скрещивания однодомных растений женского и феминизированного типов

№ семей	Пол и тип материнского растения	Число растений									
		однополых			однодомных						Бесполых[1]
		♀	♂	♂	♀♂	♂♀	♂♀	♀♂	♀	♀	
10	Однодомное женского типа	178	—	—	35	—	—	—	—	—	—
205	Однодомное женского типа (опыление в пределе семьи)	248	26	—	56	—	—	—	—	—	2
279	Однодомное женского типа (опыление в пределе семьи)	203	32	101	57	—	20	—	5	3	4
284	То же	63	33	6	20	—	9	—	1	2	2
421	Однодомное феминизированного типа	257	—	2	41	—	120	—	—	21	—
128	То же	148	76	22	12	—	3	—	—	—	—
117	То же	36	27	2	47	—	—	—	—	—	—

[1] Пол в полевых условиях не выявляется.

мужских цветов до полного преобладания последних (феминизированные однодомные) или со всеми мужскими цветами (феминизированная посконь). Процент соотношения полов по разным семьям сильно колебался, но большей частью в сторону увеличения числа женских растений или женских интерсексов. Процент нормальных мужских растений был ниже обычного (17—35%). Крайним случаем явления этого порядка представляется семья № 205, у которой на 92% женских и однодомных растений поскони было только 8%, а у семьи № 10 потомство состояло исключительно из женских растений и женских интерсексов.

При скрещивании матерки и однодомных женских форм таких семей с феминизированной посконью во второй и последующих генерациях заметно уменьшалось число чисто мужских растений, и потомство в основном состояло или из чисто женских растений и феминизированной поскони, или из женских обычных, женских и феминизированных однодомных и феминизированной поскони. Процентное соотношение полов: женских растений и интерсексов от 65 до 75% и феминизированной поскони 35—25%.

Фиг. 9. Соцветие феминизированного однодомного растения

Скрещивание обычной матерки (от типичных раздельнополых семей) с феминизированной посконью в первом поколении дает доминирование раздельнополой поскони и матерки. Повторные скрещивания в 3-й и 4-й генерациях (в зависимости от выбора исходных форм) дают быстрое увеличение феминизированной до полного замещения ею обычных мужских растений.

Тип феминизированный однодомный (фиг. 9) по характеру расщепления мало отличается от женских интерсексов. Скрещивания женских растений и женских интерсексов с феминизированными однодомными растениями отличались только тем, что у них процент интерсексов был значительно выше и степень однодомности выражена более резко, а феминизированные интерсексы преобладали над другими типами.

Потомство от самоопыленных феминизированных интерсексов (семья 421) состояло из 71% чисто женских растений и 29% феминизированных однодомных интерсексов, причем среди последних отмечено до 5% гермафродитных форм, дающих вполне нормальные семена. Однако отрицательной особенностью семьи 421 было то, что однодомные феминизированные растения у нее созревали на 15 дней раньше матерки. Надо полагать что в этом случае, повидимому, произошла новая перекомбинация вторичных признаков мужского и женского полов.

Женский маскулинизированный тип и мужской однодомный обычный (фиг. 10) по признакам пола дают наибольшее разнообразие. При самоопылении они расщепляются на мужские и женские обычные растения, на однодомные формы и маскулинизированную матерку (табл. 3).

Однодомные растения у этих типов, в отличие от женских интерсексов, получены в основном мужского типа, со всеми переходами в тип женский, маскулинизированный. Кроме того, в этих семьях появились также

Фиг. 10. Соцветие однодомного обычного мужского типа

Фиг. 11. Потомство семьи № 484, состоящее из материки обычной и материки маскулинизированной

Таблица 3

Результаты самоопыления маскулинизированных однодомных и однодомных растений мужского обычного типа

№ семей	Тип и пол материнского растения	Число растений: однополых ♀	однополых ♀	однополых ♂	однодомных ♀♂	однодомных ♀♂	однодомных ♂♀	однодомных ♀♂♂	обычных ♀	обычных ♂
484	Однодомное женское маскулинизированное	53	49	—	—	—	—	—	—	—
577	То же	173	25	57	—	45	60	8	3	5
130	То же	—	47	40	—	—	—	—	—	—
170	То же	87	—	83[1]	—	—	—	—	—	—
8	Однодомное мужское растение обычного типа	97	3	—	—	42	30	3	4	7
115	То же	75	27	44	—	—	—	—	—	—
97	То же	40	—	—	—	47	—	1	—	4

[1] При подрезке поскони у этой семьи у 29 растений снова образовались только мужские цветы, у 47 растений образовались мужские и женские цветы и у 7 растений были только

гермафродитные, бесполые формы и ряд других. Например, семья 484 имела обычные женские растения и, вместо чисто мужских растений, однополые формы маскулинизированной матерки в отношении 1 : 1 (фиг. 11). Эти формы, как описано выше, представляют собой обычные женские растения, но со вторичными половыми признаками мужских растений. Напротив, семья № 130 была представлена обычными мужскими растениями и женскими маскулинизированными, которые созревали одновременно с мужскими. Более любопытную особенность обнаружила семья № 8; все мужские растения у нее были однодомные: они не только давали пыльцу, как обычная посконь, но вместе с тем и плодоносили. Женские растения были обычными.

Почти у всех семей этих типов наблюдались ясные различия и по морфологическим признакам, причем все разнообразие сексуальных типов отмечено только для мужского или маскулинизированного пола, а женские растения во всех случаях были нормальными.

При повторном самоопылении мужских и маскулинизированных интерсексов, а также скрещивании их с обычными женскими растениями потомство давало еще бо́льшую пестроту по признакам пола, и вместе с этим появились обычные мужские растения. Поэтому в последующих генерациях приходилось проводить непрерывный отбор отдельных форм, и анализ каждой семьи велся на изолированных площадках.

Скрещивания маскулинизированной матерки с мужскими и маскулинизированными интерсексами (табл. 3а).

Таблица 3а

Данные по некоторым скрещиваниям маскулинизированной матерки с маскулинизированными и мужскими однодомными растениями

№ комбинаций	Комбинация	№ последующих семей	Число растений						Бесполых
			однополых			однодомных			
			♀	♀ ♂	♂	♀ ♂	♂ ♀	♀ ♂	
I	♀ × ♂ ♀	3	26	11	9	3	1	—	—
		17	37	29	12	—	—	—	—
		23	16	9	9	—	—	—	—
II	То же ♀ × ♀ ♂ ♀	7	68	40	30	—	2	—	—
		9	—	100	102	1	2	—	—
		13	73	37	32	—	—	—	—
		15	45	63	72	—	—	—	—

Потомство от таких скрещиваний имело однодомные и однополые растения маскулинизированной матерки, женские обычные и посконь. Во всех вышеприведенных случаях видно, что маскулинизированная матерка появляется исключительно за счет уменьшения процента поскони, причем это вытеснение поскони в одних семьях бывает частичным, а в других полным. Количество чисто женских растений близко к 50%,

женские цветы, но габитус поскони (растения оказались типичными маскулинизированными). Итак, подрезка у этой группы однодомных растений может служить, как и „фотопериод", средством для выявления скрытой однодомности (своеобразный метод „провокационного" испытания).

за исключением только одного случая, где соотношение полов получилось иное (25% чисто женских, 40% мужских и 35% маскулинизированных).

После проведения повторных скрещиваний и дополнительных исследований было выяснено, что посконь маскулинизированных семей может быть двух форм: первая — обычная посконь, которая произошла от семян нормальных женских растений, и вторая — посконь от семян маскулинизированной матерки. Морфологически обе формы поскони, за исключением длины вегетации, обычно мало отличны друг от друга, но генетически они различны. Так, при опылении маскулинизированной матерки обычной посконью (этой же семьи) потомство состоит из поскони и нормальной матерки в отношении 1 : 1, а при опылении второй посконью (от маскулинизированной матерки) в потомстве появляются только маскулинизированная матерка и посконь, одновременно с ней созревающая. Благодаря гетерозиготности в первом случае не всегда получаются четкие результаты. Если сама посконь была гетерозиготна, она дает пестроту в 2—3 и даже 4 и 5 генерациях.

Самоопыление маскулинизированных интерсексов и скрещивание их между собой как в первом, так и во втором поколениях, давали большую пестроту и появление почти всего разнообразия интерсексов (характерных для этого типа), причем число женских растений оставалось большей частью постоянным. И, наконец, от скрещивания обычных женских растений с маскулинизированными интерсексами мы получали в одних случаях схему расщепления, сходную с предыдущей комбинацией, а в других случаях, вместо маскулинизированных интерсексов, выщеплялись новые однодомные формы химерного типа.

Из рассмотрения наследования разных типов однодомных растений видно, что в ряде поколений идет сильное расщепление. Сложность расщепления обусловливается не только появлением в потомстве одновременно нескольких типов однодомных форм, но и тем, что степень проявления однодомности бывает разная. По степени выражения однодомности растения легко можно разделить на слабо-, средне- и сильно-однодомные. Многократными наблюдениями установлено, что при самоопылении растений с разной степенью однодомности они хотя и дают в потомстве примерно одни и те же типы однодомных растений, но числовые соотношения их не одинаковы. Например, феминизированные однодомные растения с сильно выраженной однодомностью дают в два-три раза больший процент себе подобных растений, сравнительно с однодомными растениями этого же типа, но со слабой степенью однодомности.

Из табл. 2 и 3 видно, что у женского и феминизированного типов разнообразие однодомности наблюдается только у женских растений и растений феминизированного типа, тогда как нормальная посконь обычно остается однополой, и однодомных растений среди нее нет; морфологические отклонения у поскони тоже весьма редки.

В потомстве от растений маскулинизированных однодомных и мужских расщепление и разнообразие проявления однодомности наблюдается у поскони и маскулинизированных растений, а среди нормальных женских растений однодомные отсутствуют и не наблюдается также отклонений по морфологическим признакам.

Следовательно, по особенностям наследования однодомности четыре подтипа нужно объединить только в две группы (мужской и маскулинизированный в одну группу, а женский и феминизированный в другую группу).

Как правило, в разных семьях расщепление у однодомных растений и проявление однодомности наблюдается только в одной группе типов, а другая остается как бы константной. Это явление значительно увеличивает пестроту однодомных форм и сильно усложняет работу по получению однодомных, однородных и константных семей. Кроме того, для однодомной формы конопли, помимо однородности, важно иметь и нормальную

пропорцию в соотношении мужских и женских цветков как для обеспечения полного и своевременного опыления, так и нормального ее плодоношения.

В работе за предыдущие годы таких однодомных семей пока не получено. Для преодоления расщепления у однодомных форм был (Беловицкая, 1937) испытан способ вегетативного размножения и ряд скрещиваний в самых различных направлениях. В настоящее время мы имеем пока предварительный материал, который требует проверки и соответствующих масштабов в работе.

Работа с однодомными растениями конопли уже при начальном анализе потомств ясно показала, что для механизированной уборки конопли можно создать такие сорта, у которых матерка и посконь будут созревать одновременно. Такие сорта могут быть двух направлений: иметь нормальную матерку и феминизированную (позднеспелую) посконь, или маскулинизированную (скороспелую) матерку и обычную посконь (дающую маскулинизированную матерку).

Получить одновременно созревающие сорта с феминизированной посконью и обычной матеркою легче, так как феминизированная посконь морфологически резко отличима от обычной и более однородна в своем генотипе. Поэтому простым отбором в 3—4 генерациях можно получить константный сорт одновременно созревающей конопли. Правда, в нашей работе получение этой категории сортов осложнилось тем, что феминизированной поскони среди южных сортов появляется чрезвычайно мало, и поэтому нам пришлось южные сорта раздельнополой обычной конопли опылять среднерусскими формами и вести соответствующие отборы и насыщающие скрещивания, чтобы сохранить положительные особенности южных форм.

Значительно труднее получать одновременно созревающие сорта другого направления, т. е. с маскулинизированной матеркой.

Как отмечалось выше, посконь от маскулинизированных растений по ряду морфологических признаков трудно отличить от обычной поскони и, кроме того, она менее однородна по своему генотипу. Поэтому, чтобы иметь константные семьи по этому признаку, приходится вести непрерывную рядковую селекцию и только на изолированных площадках при условии максимального соблюдения чистоты при опылении растений.

При таком методе значительно быстрее можно найти семьи со 100% содержанием такой поскони, которая дает только маскулинизированную матерку.

Необходимо еще указать на один факт в наследовании пола. Во 2-й генерации часть однодомных семей, которые в 1-й генерации дали обычное расщепление на посконь и матерку, вновь проявила свои признаки однодомности, т. е. склонность образовывать цветы противоположного пола у них обусловлена комплексом рецессивных признаков, и поэтому в 1-й генерации доминировала раздельнополость.

Внутривидовая гибридизация и однодомные растения

Изучение поведения гибридов конопли (родители которых были оба раздельнополые или же когда один из них в слабой степени был склонен к однодомности) показало, что некоторые комбинации в F_2 и F_3 давали однодомные растения нескольких типов. В F_1 такие комбинации обычно состояли из типичных раздельнополых растений или, только очень редко, встречались растения с признаками однодомности (табл. 4).

В комбинации „Дикая × Золотоношская" процент однодомных растений в F_3 оказался более высоким, чем в F_2 (из 51 растения F_2 было 8 однодомных, а из 112 растений F_3 однодомных было 29), несмотря на то, что в F_2 гибриды размножались без всякого отбора однодомных форм и для гибридизации обычно брались раздельнополые растения. Однодомные

Таблица 4

Появление однодомных растений в разных поколениях гибридов

Название сортов и комбинаций гибридов	F_1				F_2				F_3			
	Число растений		Соотношение полов	Число однодомных растений	Число растений		Соотношение полов	Число однодомных растений	Число растений		Соотношение полов	Число однодомных растений
	женских	мужских			женских	мужских			женских	мужских		
Американская тип № 175	22	19	1.15 : 1	—	41	35	1.17 : 1	—	—	—	—	—
Американская × Индийская № 1475	109	85	1.28 : 1	1	202	165	1.23 : 1	14	—	—	—	—
Индийская	21	19	1.1 : 1	—	64	72	0.88 : 1	2	—	—	—	—
Дикая (Сев. Кавказ)	—	—	—	—	18	16	1.12 : 1	2	21	24	0.87 : 1	4
Дикая × Золотоношская	—	—	—	—	32	19	1.68 : 1	8	65	47	1.38 : 1	2
Золотоношская	—	—	—	—	26	25	1.04 : 1	—	36	32	1.12 : 1	—
Кавказская	56	66	0.85 : 1	—	26	23	1.13 : 1	—	—	—	—	—
Кавказск. × Новгород-Северск.	223	135	1.64 : 1	2	539	385	1.4 : 1	17	—	—	—	—
Новгород-Северск.	108	81	1.33 : 1	—	71	64	1.1 : 1	—	—	—	—	—
Итальянская	—	—	—	—	28	34	0.82 : 1	—	—	—	—	—
Итальянская × Персидская	—	—	—	—	62	34	1.82 : 1	8	—	—	—	—
× Персидская	—	—	—	—	21	14	1.5 : 1	—	—	—	—	—

растения во всех 4 комбинациях были преимущественно женского типа (обычного и маскулинизированного). Это, вероятно, зависело от наследственных особенностей исходных форм. Если проследить соотношение полов в потомствах (даже немногочисленном), то можно видеть, что у родителей отношение полов или равно 1 : 1, или около того, тогда как у гибридов в F_1, F_2, F_3 наблюдается значительное преобладание женских растений над мужскими.

Появление однодомных растений среди гибридов от скрещивания разных географических рас до некоторой степени напоминает то явление, которое наблюдал Гольдшмидт при скрещивании непарного шелкопряда (Limantria dispar L.). Но так как суть этого явления недостаточно выяснена, то сейчас говорить о степени сходства и различия в этом отношении между L. dispar и коноплей было бы преждевременным. Следует, однако, подчеркнуть, что в F_1 у гибридов конопли интерсексуальные растения либо вовсе не появляются, либо встречаются в небольшом количестве и имеют очень малый процент превращенных цветов, а Гольдшмидт в F_1 имел гибриды L. dispar с полным превращением пола.

Таким образом гибридизация даже „типичных" раздельнополых форм конопли различного географического происхождения может дать увеличение разнообразия однодомных форм.

Природа половых различий

На основании вышеизложенного можно утверждать, что рассуждения Шаффнера о природе половых различий неправильны. Шаффнер провел очень много опытов по выяснению влияния внешних условий на выражение пола у конопли, однако, он сделал неверные выводы из своих опытов. Ошибочные утверждения Шаффнера оказали отрицательное влияние на коноплеводов и задержали разработку пола у конопли. Так, виднейший коноплевод Хейзер (1924) вслед за Шаффнером утверждал, что однодомные растения, которые спорадически появляются в обычных посевах, не имеют никакого значения для познания пола у конопли, так как они являются обычными модификациями питания. У других исследователей

опыты Шаффнера вызвали робость для утверждения обратных положений (Хирата, 1931; Боз, 1930 и др.). На основании современных данных биологии наиболее правильной теорией объяснения половых различий будет такая теория, которая учитывает влияние как внутренних (наследственных), так и внешних факторов на проявление и выражение пола вообще и у конопли в частности. В разных случаях влияние внутренних и внешних факторов будет неодинаковое. Так, если мы выращиваем растения в теплице в зимний период, внешние факторы влияют сильнее на проявление пола. Мужские и женские растения в таких случаях, кроме цветков своего пола, будут давать небольшое количество цветков противоположного пола. Иная картина будет в тех случаях, если посев обычных семян конопли производить весной при вполне нормальных для них условиях внешней среды. При таком посеве растения развиваются нормально, и пол у одних из них будет женский, а у других мужской в отношении 1:1. В этих случаях на выражение пола больше оказывают влияния внутренние наследственные факторы определения пола. Поскольку нами была поставлена задача получить однодомную коноплю для нормальных условий культуры (весенний посев, вегетация в весенне-летний период и т. д.), безусловно нужно было уделить больше внимания выяснению поведения наследственных полоопределяющих факторов. Из всей сложной цепи вопросов определения пола нужно было выделить основное звено для данного времени, и нам думается, что такое звено было найдено. Правильность наших воззрений подтверждена получением сортов одновременно созревающей конопли и получением материала для выведения сортов однодомной конопли. Также удалось выяснить, что проявление и наследование однодомности у разных растений выражается в разной степени. При этом уже теперь можно уверенно говорить, что в значительной мере это зависит от разного генетического состава анализируемых растений, так как потомство подопытных растений в последующих генерациях не только дает различный процент однодомных растений разных типов (возрастающий при самоопылении и скрещивании внутри семей), но увеличивается и разнообразие самих типов однодомных и однополых форм.

При вегетации обычной конопли в зимнее время в опытах Шаффнера растения хотя и изменяют выражения пола, но числовые соотношения поскони и матерки и их биологические особенности остаются неизменными. Иное наблюдается в нашем материале. У некоторых семей происходит заметное увеличение числа и процента женских растений и даже полное вытеснение мужских растений (высший тип интерсексуальности по Гольдшмидту) или образование последних только в виде интерсексов и, наконец, получение раздельнополых форм феминизированной поскони и маскулинизированной матерки, у которых произошел „разрыв" сцепления между первичными и вторичными признаками пола. Проявление последних форм конопли в большом количестве дало возможность осуществить разрешение задачи практической селекции сортов конопли с малым процентом поскони и сортов с одновременным созреванием обоих полов. У последних биологические особенности мужских растений (феминизированной поскони) и женских растений (маскулинизированной матерки) сильно изменились. Произошло интересное изменение и технологических особенностей новых сортов. У маскулинизированной матерки, как и у поскони, волокно более тонкое, нежное и эластичное. У феминизированной поскони, наоборот, волокно больше сходно с матеркой. Оно более грубое, менее эластичное, волоконца более короткие, но и более прочные на разрыв. Волокно сортов последней группы будет использоваться в первую очередь для тех изделий, где требуется большая прочность.

Получив от изучения наследования разных половых типов конопли такую серию важных фактов, не нужно забывать, что правильное изучение влияния на выражение пола внешних факторов откроет не менее интересные пути и методы для успешного разрешения всех вопросов, связанных

с проблемой пола. К сожалению, в этой области многое для нас неясно, и поэтому нужно ожидать, что разработка вопросов стадийного развития у конопли, как и вообще конкретизация учения акад. Т. Д. Лысенко на примере с коноплей, не только упростит разрешение вопросов пола у конопли, но и укажет, как более правильно нужно понимать связь внутренних и внешних факторов в вопросе пола вообще.

В 1932—1935 гг. в наших докладах и выступлениях (Беловицкая, 1935) было уделено много внимания доказательству возможности наследования однодомности у конопли. Сейчас вопрос этот разрешен положительно как теми фактами, которые мы наблюдаем на конопле, так и данными других авторов, исследовавших кукурузу (Эмерсон, 1924; Аллен, 1932; Фипс, 1928; Джонс, 1934); виноград (Диринг, 1917; Негруль, 1933); ряд насекомых [дрозофила (Е. И. Балкашина и Д. Д. Ромашев, 1934), непарный шелкопряд (Гольдшмидт, 1931, 1934; Косминский, 1930)] и т. д. Дальнейшие исследования пола у конопли и других объектов, несомненно, принесут более полные и четкие данные по этому вопросу.

Заключение

Выше на многих фактах было показано, что однодомность у конопли имеет большое разнообразие и что все типы однодомных растений, по характеру расщепления и поведения их в потомствах, могут быть объединены в две группы. В одну группу входит все разнообразие от расщепления маскулинизированных и мужских однодомных растений с соответствующими гермафродитными формами, а во вторую — все растения женского однодомного, феминизированного и гермафродитного типов.

Однополые растения матерки и поскони, феминизированной поскони и маскулинизированной матерки также входят в эти группы, как крайние представители отмеченных рядов. На основании соответствующих данных каждую группу однодомных растений по соотношению мужских и женских цветов и по степени выражения вторичных половых признаков можно расположить в непрерывный ряд. Тогда один ряд будет включать обычную посконь, рядом с которой будут располагаться растения однодомного мужского типа с единичными женскими цветками, затем будут итти все растения с большим количеством женских цветков. Крайние формы этого типа будут располагаться рядом с маскулинизированными слабо однодомными растениями, и на конце этого ряда разместятся чисто маскулинизированные однополые растения матерки. Другой ряд будет включать все типы однодомных форм, располагающиеся между женскими обычными растениями, с одной стороны, и феминизированной посконью — с другой. Гермафродитные однодомные растения можно разместить в различных частях того и другого ряда, в зависимости от соотношения цветков разных полов (или соотношении обоеполых и однополых цветков) и других особенностей.

Такая непрерывность в выражении однодомности у конопли и возможность построения двух непрерывных рядов из однодомных растений наблюдается не только у конопли. Гольдшмидт (1920 и 1923) аналогичную непрерывность отметил у непарного шелкопряда. Отмечена она была и у Salix рядом исследователей. Непрерывность в выражении однодомности, несомненно, можно легко наблюдать и на других объектах, которые склонны образовывать однополые и обоеполые формы.

Исходя из рассмотрения полученного материала, можно полагать, что некоторые различия между типами однодомных растений носят количественный характер, тогда как другие особенности, по которым один тип отличается от другого, имеют качественный характер. Захождение одного типа однодомных растений в другой объясняется не только нали-

чием усилителей, ослабителей и реализаторов полов, но в значительной мере действием внешних условий окружающей среды.

Уточнить связь количественных и качественных признаков однодомности, для того чтобы управлять ею у конопли, является задачей дальнейших наших исследований.

Здесь же считаем необходимым выразить нашу глубокую благодарность за помощь в работе академику Н. И. Вавилову, кандидату сельскохозяйственных наук И. А. Сизову и доценту А. Л. Вассер.

Лаборатория льна и конопли.
Всесоюзный институт растениеводства.
Ленинград.

Поступило
25. III. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

1 Беловицкая Н. А., Новое в селекции конопли, Докл. Акад. с.-х. наук, серия 3, вып. 1, 1935.
2 Беловицкая Н. А., Достижения советской селекции, Сборник изд. ВАСХНИЛ, 1937.
3 Бреславец Л. П., Определение и наследственность пола у высших растений, Труды по прикл. бот., ген. и сел., сер. II, № 6, 1934.
4 Биология конопли, Труды Ин-та конопли, вып. 8, Киев, 1935.
5 Вавилов Н. И., Генетика на службе социалистического земледелия, Журн. соц. раст., № 4, 1932.
6 Генетика и селекция конопли, Труды Ин-та конопли, т. V, 1937.
7 Гольдшмидт Р., Механизм и физиология определения пола, Гиз, Москва, 1923.
8 Дьюэ Л. Х., Селекция конопли в Америке, Труды Ин-та конопли, т. V, Москва, изд. ВАСХНИЛ, 1937.
9 Косминский П. А., Исследования над интерсексуальностью у Limantria dispar L., Зоологич. журнал, ч. 1, т. X, вып. 2, 1930.
10 Лен и конопля в крупном социалистическом х-ве, Сборник стр. 257, Москва, 1932.
11 Морозов В. А., Опыты с коноплей Cannabis sativa. L., Труды льняной опытн. ст., вып. 3, стр. 107, Москва, 1920.
12 Плотников С. И., Конопля, Огиз, Москва, 1931.
13 Негруль А. М., Проект использования Vitis rotundifolia при селекции винограда в СССР, Журн. соц. раст., № 8, 1933.
14 Розанова М. А., Проблема пола у высших растений, Сборник „Теоретические основы селекции растений", т. I, 1935.
15 Рыжков В. Л., Генетика пола, Харьков, 1936.
16 Сизов И. А., Конопля СССР, Прилож. 76 к Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1935.
17 Сизов И. А., „Селекция конопли", Сборник „Теоретические основы селекции растений", т. III, 1937.
18 Третьяков С., Несколько данных по культуре конопли, Труды Полт. с.-х. оп. ст., вып. 1, с. 100—104, 1900.
19 Хейзер Отто, Немецкая конопля, Москва, Гиз, 1932.
20 Allen, Sex inheritance and sex determination, Amer. Natur., 66, 97—107, 1932.
21 Bessey E. A., Effect of the age of pollen upon the sex of hemp, Amer. Journ. of Botany, 15 (7), 405—412, 1928.
22 Bessey E. A., Sex problem in the hemp plant, Rev. Biolog., 8 (2), 194—200, 1933.
23 Bose R. D., Study of sex in Indian hemp, Agric. Journ. of India, V. 25, p. VI, Nov. 1930.
24 Correns, C., Alkohol und Zahlenverhältniss der Geschlechter bei einer getrenntgeschlechtigen Pflanzen (Melandrium), Naturwissensch, X, S. 1949, 1922.
25 Correns C., Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen, Handbuch der Vererbungwiss., 2, 1—138, Berlin, 1928.
26 Dearing C., The production of self fertile Muscadine grapes, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1914, 30—34, 1917.
27 Emerson R. A., A genetic view of sex expression in the flowering plants, Science 59, 176—182, 1914.
28 Goldschmidt R., Die sexuellen Zwischenstufen, Monogr. aus d. gesamtgeb. d. Physiolog. d. Pflanzen und d. Tiere, 23, 1—528, 1931.
29 Goldschmidt, Untersuchungen über Intersexualität, 6. Ztschr. f. induktive Abst. u. Vererb., Bd. 67, H. 1, 1—40, 1934.
30 Hirata K., On sex determination in hemp, Cannabis sativa L., Jap. Journ. of Genet., p. 65, 1927.
31 Hirata K., Heredity of intersexuality in hemp, Jap. Journ. of Genet., 7, 103—105, 1931.
32 Hirata K. and Yamamoto R., On the occurrence of female intersexual plants in Spinaceal and Melandrium (Japanese with English resumé), Jap. Journ. of Genet., 7, 106—107, 1931.
33 Holuby J. L., Cannabis sativa monoied „Sverepa Konopa" der Slovaken, Östr. Bot. Zeitschr., 28 367—369, 1878.

[34] Jones D. F., Unisexual maize plants and their bearing on sex differentiation in other plants and in animals, Genetics, 19, 552—567, 1934.
[35] McPhee H. C., Influence of environment on sex in hemp, Journ. Agr. Res., 38, 1966—1980, 1924.
[36] Mc Phee H. C., The genetics of sex in hemp, Ibid., 31, 935—943, 1925.
[37] Pritchard F. J., Change of sex in hemp, Journ. of Hered., 7, 325—329, 1916.
[38] Phipps J. E., Heritable characters in Maize 30 Tassel seed, Journ. Hered., 19, 399—403, 1928.
[39] Schaffner J. H., Complete reversal of sex in hemp, Science, 50, 311—312, 1919.
[40] Schaffner J. H., Sex and sex determination in the light of observations and experiments dioecious plants, Amer. Nat., 61 (675), 319—332, 1927.
[41] Schaffner J. H., The fluctuation curve of sex reversal in staminate hemp plants induced by photoperiodicity, Amer., Journ. of Botany, 18, 424—430, 1931.

N. A. BELOVITSKAYA and E. I. GRECHUKHIN. ON THE MONOECIOUS HEMP

SUMMARY

1. The problem of transforming hemp from a dioecious into a monoecious plant is of great practical and theoretical importance, not only as regards hemp itself but also for a general understanding of the problem of sex in plants.

2. Not a few Russian and foreign investigators have conducted experiments with hemp, in order to ascertain the causes and nature of sex differences, but they usually aimed only to elucidate the effect of external factors on sex expression in this plant. The inheritance of sex characters they studied scarcely at all; and in the few attempts at such a study there were not a sufficient number of plants under experiment to be able to draw definite conclusions.

3. Realizing that the hereditary peculiarities of an organism should not be studied apart from the medium in which this organism has developed, we limited our investigation to the hereditary peculiarities of sex expression as manifested under environmental conditions as nearly identical as possible.

4. Among the many specimens of hemp in the world collection of the Institute of Plant Industry there are no monoecious types; there are only forms showing some inclination to monoecism, as, for instance, a few forms of Indian hemp and the American „Simple-leaf", some of the female plants (20—30%) of which have a small percentage of male flowers. In Indian hemp such male flowers may be found quite often at the beginning of the seed-ripening period of the female plants.

5. The material used for our investigation consisted of monoecious plants, most of which were obtained from ordinary sowings on hemp state and collective farms but some of which were obtained by hybridisation and from the Institute's world collection.

6. The great diversity in the degree of expression of sex characters and their combination rendered it necessary to classify monoecious hemp into various types. Taking into consideration the particular nature and behavior of the primary sex characters, three types have been provisionally set apart, viz., male, female, and hermaphrodite. Each of these types may be divided into two sub-types, each of which, in turn, may be subdivided into three forms (see Table 2).

Besides these monoecious forms and ordinary pistillate and staminate forms, it was necessary to establish separate groups for feminized staminate, masculinized pistillate, and sexless forms.

7. Families with masculinized pistillate and feminized staminate forms and also families with ordinary male plants having a long vegetative period equal or approximating that of the female plants were taken as initial material for obtaining varieties in which both sexes mature simultaneously. Such varieties not only solve the question of the mechanized harvesting of hemp and provide fiber of more even quality but also serve as material for obtaining more quickly monoecious varieties.

8. Inbreeding and crossing of the various types of monoecious hemp, carried on during a period of several years, showed that in the first generation the percentage of monoecious forms was usually small (not over 9%), as the first generation was frequently fertilized by ordinary staminates before selection was begun. In the second and third generations, however, the percentage and diversity of types considerably increased. Feminized staminate, masculinized pistillate, and sexless forms appeared, as well as ordinary male and female plants, with a great variety of economic and morphological characters.

9. In the first and following generations a number of morphological deviations were observed both in the seedling stage (the growing together of leaves in various ways, lethal or very poorly developed seedlings, dwarf forms with abnormal coloring, etc.) and in the later stages of development. As regards the number and diversity of the different deviations, the various monoecious types differed. The faculty of giving rise to various forms is hereditary in most cases. In variety and number of deviations monoecious families considerably exceeded those obtained through ordinary hybridization or inbreeding.

10. The hybridization of different geographical races of common dioecious hemp gives in some cases in the second and third generation intersexes of various types. However, in the combinations we studied the greater part of the intersexes were of the female type. It should be noted that in all generations of all combinations there were among the hybrid forms a considerably greater number of female plants than among the parental forms. In our opinion the crossing of different geographical races of hemp is a promising method of obtaining intersexes. For initial material we chose Indian hemp and the American „Simple-leaf" with which we crossed a number of our economically important varieties.

11. In the third and, more rarely, in the second generation there were obtained families without male plants or with only monoecious staminates. This phenomenon is not entirely accidental, as only certain types of monoecious plants give rise to such families.

12. The production of self-fertile and highly productive diclinous forms of grapes, the conversion of maize into a unisexual plant, and other similar accomplishments, as well as the presence in hemp of a great diversity of monoecious types and the nature of their inheritance, indicate that it is entirely possible to obtain in the near future economically important varieties of monoecious hemp.

13. We have already succeeded in obtaining monoecious forms of hemp, all the characters of which show that their monoecism is constant. This question, however, we shall treat in more detail in a subsequent paper.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

Л. П. БРЕСЛАВЕЦ

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОНОПЛИ, ВЫЗВАННЫЕ РЕНТГЕНОВСКИМИ ЛУЧАМИ

I. МАКРОСКОПИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Среди биологов чрезвычайно распространено убеждение, что изменения, вызываемые в растениях рентгеновскими лучами, носят характер уродств. Поводом к этому послужили опыты первых исследователей, изучавших действие рентгеновских лучей на некоторые растения. Стадлер (Stadler, 1928) у ячменя и кукурузы, Гудспид (Goodspeed, 1928) у табака, Штуббе (Stubbe, 1929) у львиного зева наблюдали появление уродливых форм. Но с течением времени исследователям, как вышеназванным, так и другим (Сапегину, Делоне и др.), удалось вызвать появление новых и интересных рентгеносортов. Эти опыты не оставляют сомнения в том, что при настойчивой работе можно добиться морфологических изменений растений в любом направлении. Эта заманчивая перспектива при работе с коноплей углубляется еще возможностью изменить ее половое состояние, тем более, что уже существуют данные, которые показали осуществление этой возможности. Хейтц (Heitz, 1936) и Кнапп и Шрейбер (Knapp und Schreiber, 1936) путем облучения добились изменения пола у мха, Sphaerocarpus Donnellii.

Изучая изменение пола у конопли как в естественных условиях хозяйственных посевов, так и под влиянием укороченного дня, а также исследуя действие рентгеновских лучей на рожь, пшеницу и горох, мы, естественно, пришли к опытам по облучению конопли с целью изменить ее половое состояние. Но попутно нами наблюдались и другие морфологические изменения, которые мы опишем в порядке их появления.

Методика. Облучению подвергались замоченные (в течение 24 часов) семена конопли все повышающимися дозами рентгеновских лучей: 1000 r, 2000 r, 3000 r, 4000 r, 5000 r, 6000 r, 7000 r, 8000 r, 9000 r и 10 000 r. Облученные и контрольные семена были высеяны 7 ноября 1936 года по одному в глиняный горшок диаметром 12 см. Приводим размер горшка, чтобы показать, что количество земли, вмещающейся в него, оказалось достаточным для полного развития не только мужских, но и женских растений, давших в конце вегетации много семян. От каждой дозы и от контроля было высеяно по 100 семян. Посев был произведен в теплице Тимирязевской с.-х. академии.

Наблюдения за растениями. К моменту посева конопли в этой теплице ни отопление, ни дополнительное освещение не были налажены, и молодые растеньица начали развиваться при укороченном дне ноября и при низкой температуре. В таких условиях они находились в продолжение 11 дней, затем стали получать дополнительное световое питание из такого расчета, чтобы общее число часов освещения равнялось 14 и в то же время температура в теплице держалась в пределах от 18° до 25°C.

Очень скоро на развивающихся молодых растениях стало сказываться влияние облучения большими дозами, т. е. начиная с 6000 г. Они стали отставать в росте от растений, получивших небольшие (для данного растения) дозы лучей и контрольных, а также обнаруживали различные морфологические изменения.

Изменение окраски листьев. Наиболее часто наблюдались изменения типичной яркозеленой окраски листьев конопли. На них появлялись белые пятна различной величины. Иногда вся пластинка листа покрывалась мельчайшими белыми крапинками. Эти пестрые рисунки были то яркие, с резкой гранью белой и зеленой ткани, то смытые и мало заметные. В редких сравнительно случаях половина листочка была совершенно лишена пигментов. Если растение доживало до полной зрелости, то на нем можно было наблюдать постепенное уменьшение числа пятен, которые к тому же становились более окрашенными, приобретая желтую или светлозеленую окраску. Очень интересная особенность в развитии листьев наблюдалась у растений, получивших большую дозу лучей: если область, лишенная пигментов, захватывала половину листа или немного меньше, то эта часть его с возрастом отмирала, а зеленая продолжала жить до тех пор, пока не умирало само растение (фиг. 1).

Фиг. 1. Растение с пестрыми листьями

В редких случаях настоящая пестролистность удерживалась в течение всего развития растений, и они имели очень красивый вид, который садовод мог бы высоко оценить в декоративном растении.

Наблюдаемая нами пестролистность была очевидно вызвана облучением, так как среди контрольных растений ни в этом, ни во втором опыте мы не наблюдали ни одного пестролистного растения. Возможно, что отсутствие пестролистности является свойством сорта, взятого нами, т. е. новгород-северской конопли. Чрезвычайно интересно было отметить, что при увеличении дозы рентгеновских лучей повышается число пестролистных растений, как это можно видеть из табл. 1 и кривой (фиг. 2). Начиная с дозы 1000 г, процент пестролистных растений неуклонно растет, только при действии 7000 г число пестролистных растений несколько падает по сравнению с действием 6000 г, давая типичную для действия рентгеновских лучей двухвершинную кривую. При действии 9000 г и 10 000 г все растения в начале своего развития пестролистные, но бо́льшая часть их погибает, не достигнув цветения.

Изменение формы листьев. На многих растениях, особенно получивших большую дозу лучей, можно наблюдать появление деформированных листьев. Большею частью эта деформация выражается в том, что сложный лист конопли делается простым или похожим на лист какого-то папоротника (фиг. 3 и 4). На этих же фотографиях можно видеть светлые пятна, захватывающие иногда почти всю пластинку деформированного листа.

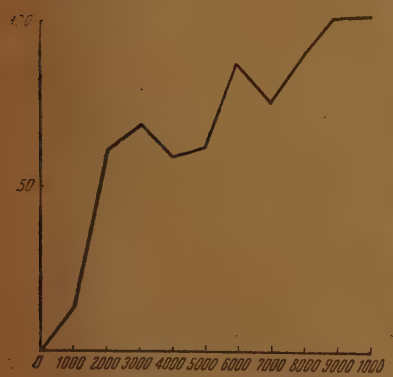
Деформация листьев встречается у тем большего количества экземпляров, чем больше доза лучей была получена ими. В дозах 9000 г и 10 000 г все растения обладают более или менее сильно деформированными листьями (табл. 1). Здесь наблюдается та же закономерность, что и в изменении окраски (фиг. 5).

Таблица 1

Действие рентгеновских лучей на семена конопли

Доза	Выживаемость, в %			В %		
	общая	мужск.	женск.	изменение мужск. цветов в гермафрод.	пестролистность	деформация листа
Контроль	82	42.7	57.3	34.3	—	1.2
1 000 г	82	41.0	59.0	58.4	13.4	19.5
2 000 г	73	49.3	50.7	60.0	59.6	36.1
3 000 г	62	51.6	41.4	75.0	68.2	53.9
4 000 г	51	33.3	64.7	72.2	59.3	47.2
5 000 г	51	31.6	65.4	64.7	61.2	63.2
6 000 г	45	37.8	62.2	52.9	86.6	95.5
7 000 г	29	31.6	68.4	50.0	75.0	85.7
8 000 г	27	37.6	62.3	55.5	88.9	88.8
9 000 г	11	—	—	—	100	100
10 000 г	13	—	—	—	100	100

Изменение длины стебля. Промеры двухмесячных растений показывают, что дозы лучей до 4000 г включительно стимулируют развитие растений (табл. 2). Начиная с 5000 г, наступает угнетение роста, и в дозах 9000 г и 10 000 г почти все растения — карликового роста. Кроме того, число уцелевших растений очень невелико, чтобы сравнивать



Фиг. 2. Кривая, показывающая увеличение пестролистности растений при усилении доз

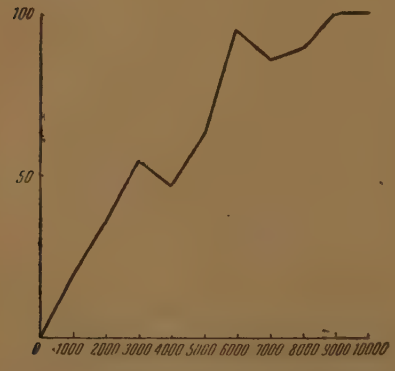
Фиг. 3. Деформированные листья. Слева растение, у которого лист испещрен светлыми крапинками

их с растениями, развивающимися более или менее нормально, поэтому мы исключили эти данные из таблиц. Этот опыт показывает статистически достоверное увеличение длины стеблей при действии определенных доз лучей.

Но поскольку эти данные могли бы представить хозяйственный интерес, к ним надо было подойти с сугубой осторожностью, и опыт был повторен в эту же зиму со специальной целью исследовать действие лучей на высоту стебля.

Фиг. 4. Карликовое растение с деформированными и пестрыми листьями (слева), растение с необычайной формой листа (справа)

Семена конопли, взятые в таком же состоянии, как и в первом опыте, т. е. слегка проросшие от лежания в воде в течение 24 часов, подверглись облучению такими же дозами рентгеновских лучей, как и в первом опыте.



Фиг. 5. Кривая увеличения числа деформаций листа в зависимости от дозы

Таблица 2

Длина стеблей конопли

Доза	M ± m	Diff ± diff	Ratio
Контроль	30.9 ± 1.0	—	—
1 000 r	35.7 ± 0.9	+ 4.8 ± 1.3	3.7
2 000 r	36.3 ± 1.4	+ 5.4 ± 1.7	3.2
3 000 r	35.7 ± 1.8	+ 4.8 ± 2.1	2.3
4 000 r	33.9 ± 2.1	+ 3.0 ± 2.3	1.3
5 000 r	24.9 ± 1.5	— 6.0 ± 1.8	3.5
6 000 r	22.5 ± 1.6	— 8.4 ± 1.9	4.4
7 000 r	21.9 ± 2.0	— 9.0 ± 2.2	4.1
8 000 r	24.3 ± 2.1	— 6.6 ± 2.3	2.9

Второй опыт был несколько расширен, во-первых, тем, что, помимо замоченных семян, облучались также и сухие. Во-вторых, в этом опыте испытывалось также действие ультракоротких волн. Б. Н. Тарусов сам подверг сухие семена конопли действию ультракоротких волн своими дозами.

Подробное изучение табл. 3 показывает нам, что действие облучения на замоченные семена так же, как и в первом опыте, сказывается в увеличении роста стеблей конопли в дозах 1000 r и 4000 r, но, в противоположность первому опыту, это увеличение не является статистически

Таблица 3

Действие Х-лучей на длину стебля конопли (26/I 1937 г.)

Замоченные семена				Сухие семена			
Доза	M ± m	Diff ± diff	Ratio	Доза	M ± m	Diff ± diff	Ratio
Контроль	65.2 ± 4.3	—	—	Контроль	76.8 ± 32	—	—
1 000 r	70.6 ± 4.5	5.0 ± 6.2	0.8	2 000 r	72.3 ± 3.2	4.5 ± 4.5	1
2 000 r	65.2 ± 3.5	0.0 ± 5.5	0.0	4 000 r	79.5 ± 3.7	2.7 ± 4.9	0.6
3 000 r	64.3 ± 3.5	0.9 ± 5.5	0.2	6 000 r	73.2 ± 2.6	3.6 ± 4.1	0.9
4 000 r	75.1 ± 4.4	8.9 ± 6.2	1.5	8 000 r	69.6 ± 3.6	— 8.2 ± 4.8	1.7
5 000 r	59.8 ± 4.3	— 5.4 ± 6.4	0.8	10 000 r	63.3 ± 3.6	— 13.5 ± 4.8	2.8
6 000 r	62.5 ± 4.7	— 2.7 ± 6.4	0.4				
7 000 r	57.1 ± 4.6	— 8.1 ± 6.3	1.3				
8 000 r	51.3 ± 5.8	— 13.9 ± 7.2	1.9				

достоверным. Для сухих семян благоприятна только доза 4000 r, но это также статистически недостоверно.

Из этой таблицы можно сделать еще два вывода:

1) Посев конопли в конце января (второй опыт) почти удваивает длину стеблей конопли по сравнению с длиной их в первом опыте, когда растения начали свое развитие при недостаточном освещении и низкой температуре.

2) Посев сухими семенами имеет у конопли преимущество перед замоченными как в контроле, так и в различных дозах облучения. Это — интересное наблюдение, так как другие растения дают благоприятную реакцию при посеве их в замоченном состоянии. Что касается действия на коноплю ультракоротких волн, то в двух дозах мы наблюдаем небольшое повышение длины стеблей, но статистически недостоверное (табл. 4).

Таблица 4

Действие ультракоротких волн на длину стеблей конопли

Доза	M ± m	Diff ± diff	Ratio
Контроль	76.25 ± 3.6	—	—
3 сек.	72.65 ± 8.4	— 3.6 ± 9.1	0.4
6 „	75.35 ± 12.8	— 0.9 ± 13.2	0.1
12 „	78.05 ± 3.9	1.8 ± 5.3	0.3
48 „	77.15 ± 5.2	0.9 ± 6.3	0.1

Фиг. 6. Карликовые растениятакого же возраста (слева), как и контрольные растения (справа)

Чтобы покончить с этой частью морфологических изменений, мы должны упомянуть, что независимо от нас, но с нашим облученным и контрольным посевным материалом, был поставлен небольшой опыт

в вегетационных сосудах. Этот опыт показал, что доза 2000 r оказывает на сухие семена наиболее благоприятное действие. Растения, получившие эту дозу, быстрее развивались и ростом превышали контроли, но с течением развития различие между контрольными и облученными растениями почти сгладилось. Таким образом, два физических фактора, Х-лучи и ультракороткие волны, не дали больших благоприятных показателей. Но тем не менее они дают такие результаты, которые требуют внимания к себе и должны быть повторены с применением более дробных доз, чтобы установить стимуляционную дозу, на выявление которой мы все же имеем право рассчитывать.

Фиг. 7. Дихотомическое разветвление мужского соцветия

Фиг. 8. Растение с верхушечной почкой, остановившей свое развитие, и с деформированными листьями

Как уже указывалось выше, 9000 r и 10 000 r оказывают настолько угнетающее действие на развитие конопли, что бо́льшая часть растений погибает, уцелевшие — почти все карлики, которые достигают цветения почти одновременно с контрольными (фиг. 6). Однако женские растения за редкими исключениями не дают зрелых семян.

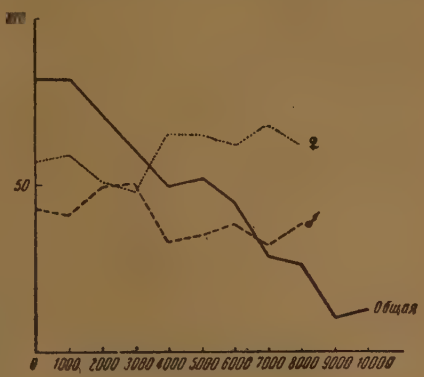
Другие изменения стеблей. К наиболее частым изменениям стебля относится его дихотомическое разветвление на разной высоте. Иногда это разветвление начинается у самого основания, иногда у самой верхушки (фиг. 7). Другое изменение стебля обусловливается остановкой развития верхушечной почки, давая начало уродливым формам. В некоторых случаях это изменение сопровождается крайней деформацией листьев, как, например, у растения, изображенного на прилагаемой фотографии (фиг. 8) и ничем не похожего на коноплю. Но на этом растении совсем не развилось цветов, так что оно выпало из дальнейших опытов.

Таковы были морфологические изменения листьев и стеблей конопли

под влиянием облучения различными дозами рентгеновских лучей. Эти изменения мы никак не можем назвать мутациями, поскольку не выяснена их наследственность. Но теперь же мы должны отметить, что нами не были приняты меры к изоляции цветов, и опыление происходило между ними свободно.

Изменение пола. Прежде чем рассматривать изменение пола у конопли, мы обратим внимание на интересное явление выживаемости облученных растений в зависимости от пола. Как уже было видно из различной высоты стебля, развитие растений угнетается сильными дозами рентгеновских лучей.

Общее число выживших растений в контроле было 82, таким же оно осталось в дозе 1000 r, но, начиная с 2000 r, число выживающих растений неуклонно падает, так что в самых сильных дозах мы имеем 11—13 уцелевших растений. Этот процесс хорошо иллюстрируется кривой (фиг. 9).



Фиг. 9. Кривая выживаемости растений в зависимости от дозы

Фиг. 10. Нормальное мужское растение

Если же мы рассмотрим отдельно действие облучения на мужские и женские растения, то увидим, что первоначальное небольшое преобладание женских растений в контроле сменяется удвоением их числа по сравнению с мужскими в дозах 4000 r, 5000 r, 6000 r, 7000 r и 8000 r. Это преобладание женских растений заставляет предполагать их большую устойчивость по отношению к рентгеновским лучам.

Для правильного суждения об изменениях, возникающих в соцветиях конопли, мы предпосылаем им изображение типичных мужского и женского растений (фиг. 10 и 11). Самыми первыми и своеобразными изменениями мужских соцветий являются изменения околоцветника и прицветников, которые имитируют пестики и тем более сходны с ними, что кончики их принимают красноватый оттенок (фиг. 12). На фиг. 13 представлены мужские цветки, взятые из соцветия одного из таких растений. Один цветок (а) с почти готовыми пыльниками, выглядывающими наполовину из своих покровов, имеет нормальное мужское строение, за исключением того, что у его основания находится вышеописанное изменение прицветника. Второй цветок (б) несет на своей вершине типичные рыльца, но у него ясно видны большие пыльники, тогда как у третьего цветка (в) пыль-

Фиг. 11. Нормальное женское растение

ники заметно редуцированы, и изменение его пошло дальше.

Как уже указывалось выше, все растения, как контрольные, так и облученные, находились в одинаковых условиях произрастания, т. е. в течение 11 дней находились под влиянием укороченного дня, и только по истечении этого срока начали получать добавочное световое питание. Как известно из опытов многих авторов (Шаффнер, Мак-Фи, Мекава и др.), конопля в этих условиях меняет свой пол, и, в зависимости от сорта или формы, это изменение затрагивает большее или меньшее число растений. Этих изменений не избегли и наши растения, которые находились не только под действием укороченного декабрьского дня но и при скудном освещении, господствовавшем в теплице. Наши наблюдения за внешними изменениями пола касаются, главным образом, мужских растений, у которых макроскопически значительно легче обнаружить изменения пола, чем у женских. У последних это можно сделать только при помощи микроскопических исследований, но произвести эти исследования для всех имеющихся растений было непосильным трудом. Исследование контрольных мужских растений показало, что под влиянием укороченного дня 34.3% мужских растений изменили свой пол. Мы подсчитывали все изменения в мужских соцветиях в направлении к женским, независимо от того, все ли соцветие целиком захватывалось изменениями, или последние ограничивались отдельными цветками. Действие облучения сказывалось в усилении этого процесса, которое было тем больше, чем выше была взятая доза облучения, как это можно видеть из табл. 1. Число мужских растений, изменивших свой пол под влиянием облучения, растет до 3000 r, затем идет несколько беспорядочно, то опускаясь, то

Фиг. 12. Мужское растение с измененными частями цветка

Фиг. 13. Измененные мужские цветы

вновь поднимаясь, но здесь и нельзя было ждать правильного повышения кривой, так как к процессу изменения пола присоединяется процесс различной выживаемости в зависимости от пола. Отсюда можно заключить, что погибают те растения, которые подверглись глубоким изменениям, в том числе половым.

Под влиянием облучения не только увеличивалось число растений, изменивших свой пол, но эти изменения были более глубокими, чем у контрольных растений. Среди мужских растений, получивших 2000 r, некоторые настолько изменили свой пол, что на них появились семена (фиг. 14), которые впоследствии нормально проросли. Как указывалось выше, мы ограничили свои наблюдения мужскими растениями, но некоторые женские растения обнаруживали большие изменения. Например, одно растение сперва развивалось как чисто женское, затем на его верхушке появилась ветка, которая обратила на себя внимание особым характером развития; вскоре стало ясно, что она несет исключительно мужские цветы (фиг. 15, а и б). Чем дальше шло развитие, тем яснее становилось различие, пока не выявилось окончательно, что все цветки одной ветки мужские, и все цветки другой ветки женские. Таким образом, на наших глазах возникло химерное растение (фиг. 16), которое долго не завязывало плодиков. Целый месяц женские цветы сохраняли свежие рыльца, несмотря на многократное

Фиг. 14. Мужское соцветие с семенами

a b

Фиг. 15. Слева — начальное развитие, справа — дальнейшее развитие химеры

Фиг. 16. Полное развитие химерного растения, одна ветка чисто женская, другая — чисто мужская

опыление сперва своей, затем чужой пыльцой. Наконец, его рыльца сделались восприимчивыми к опылению, и оно дало несколько семян.

Помимо этого химерного растения, среди облученных растений было обнаружено женское растение, у которого между типичными женскими цветами располагались отдельные мужские цветы на разных ярусах соцветия (фиг. 17). Соцветие этого женского растения выглядело совершенно нормальным, только включало в себе отдельные мужские цветы.

Наблюдалось также одно растение, которое по габитусу было трудно отнести к мужскому или женскому; у него женские цветы чередовались с мужскими (фиг. 18). У другого растения соцветие имело характер мужского, но несло исключительно женские цветы (фиг. 19). Наконец, у одного карликового растения соцветие состояло из нескольких цветов на длинных цветоножках, имевших весьма отдаленное сходство с цветами конопли (фиг. 20). Этих примеров

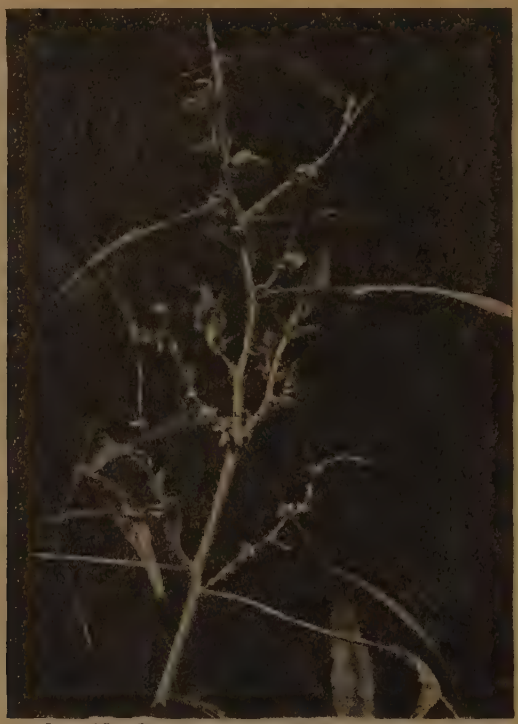
совершенно достаточно, чтобы показать, какое разнообразие форм возникает от совместного действия укороченного дня и рентгеновских лучей.

Как можно видеть из работ исследователей, выращивающих коноплю в условиях укороченного дня, это растение всегда реагирует на эти условия изменением полового состояния. Но в наших опытах применение рентгеновских лучей усилило и углубило эти изменения.

Отсюда можно заключить, что облучение не вызывает никаких новых изменений, но, как можно видеть из нашего опыта, оно ускоряет или усиливает эти процессы тем интенсивнее, чем сильнее взятые дозы, пока, наконец, растения погибают, не выдерживая их.

Итак, в наших опытах мы наблюдали изменения половых состояний конопли, подобно многим другим исследователям. Но как можно объяснить их? Нам кажется, наиболее правильным было бы положить в основу понимания этих процессов факториальную теорию Корренса. Как известно, Корренс разделяет покрытосеменные растения в отношении пола на две группы — первая состоит из гермафродитов, смешанных гермафродитов и раздельнополых однодомных растений, у которых пол определяется фенотипически. Характерным для этой группы является то обстоятельство, что для наследования пола безразлично, будут ли взяты семена от гермафродитного, или женского цветка. Этой группе Корренс дает формулу AAGGZZ, где A — фактор, определяющий появление андроцея, G — фактор гинецея, Z — фактор, определяющий место развития гинецея и андроцея. У второй группы, включающей в себя раздельнополые растения, пол определяется генотипически. Совершенно различное потомство в половом отношении возникает в зависимости от того, откуда будут взяты семена, от женского ли растения, или от мужского, несущего отдельные гермафродитные или женские цветки. В этой группе, кроме основной формулы AAGGZZ, Корренс предполагает существование особых генов реализаторов пола: гена γ — реализатора женского пола, подавляющего развитие того комплекса генетических состояний, которые он обозначает буквой A в основной формуле, и гена α — реализатора мужского пола, подавляющего развитие женских признаков (G). Та часть теории Корренса, которая говорит о том, что каждый пол несет в себе зачатки противоположного пола, доказывается, прежде всего, существованием вторичного гермафродитизма. Вторичный гермафродитизм может быть вызван самыми разнообразными фенотипическими или генотипическими причинами, нарушающими равновесие между антагонистически действующими тенденциями развития двух разных полов. Так, в опытах Вальтера, Шаффнера и др. укороченный

Фиг. 17. Женское соцветие с вкрапленными мужскими цветами



Фиг. 18. Соцветие, которое заключает в себе мужские и женские цветы

Фиг. 19. Мужское соцветие по форме, но несущее исключительно женские цветы

Фиг. 20. Особенное устройство цветов

день, или в наших опытах укороченный день и облучение, нарушая это равновесие, вызывают изменения половых состояний конопли. Таким образом, внешние воздействия могут иногда конкурировать с менделевскими факторами, сдвигая отношения в сторону другого пола.

Что касается второй части теории Корренса о существовании реализаторов, подавляющих действие противоположного пола, то она блестяще доказывается многими опытами, например, опытом Дончаковой, в котором изменение пола цыпленка поддерживалось впрыскиванием гормона противоположного пола. Что касается самих реализаторов пола, то они обладают различной силой у различных видов; у одних видов реализаторы подавляют тенденцию противоположного пола в большей степени, у других — в меньшей. В первом случае органы противоположного пола рудиментарны или даже совершенно подавлены с самого начала развития. У других же растений реализаторы пола слабы и легко поддаются воздействиям внешней среды. Эти случаи Корренс объединяет в одну группу полудвудомных растений, у которых существует генотипический аппарат раздельнополости, и у некоторых из них (например, у конопли) известны половые хромосомы; наряду с этим среди них часто появляются гермафродиты. У конопли явления гермафродитизма описаны еще Аутенритом (Autenrith, 1821). Гермафродиты наблюдаются в естественных массивах конопли (Бреславец и Зауров, 1937). Цветки такой конопли часто бывают уродливыми, органы их являются переходными от тычинок к пестикам и обратно, но все же способными давать вполне жизнеспособные плодики, как мы видели при описании половых изменений под влиянием совокупного действия укороченного дня и рентгеновских лучей. Это обстоятельство позволяет надеяться, что, произвольно изменяя пол у конопли действием внешних факторов, можно получить больше материала для селекции гермафродитной конопли, чем используя ее спонтанное появление среди хозяйственных посевов.

Выводы

Облучение семян конопли различными дозами рентгеновских лучей вызывает различные морфологические изменения, число которых увеличивается пропорционально взятой дозе.

Процесс изменения мужских растений, начавшийся под влиянием укороченного дня, усиливается и углубляется под влиянием облучения.

Изменения, происходящие в цветке, являются не изменениями направления развития, но превращениями цветка одного пола в другой.

Ботанический сад
Москва

Поступило
9. VI. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бреславец Л., Исследование развития цветков конопли, изменившей свой пол под влиянием фотопериодизма. Бюллетень Моск. об-ва испытателей природы, отд. биологии, V, X, 3, с. 182—189, 1936.
[2] Бреславец Л. и Зауров Е., Исследование гермафродитной конопли, найденной в хозяйственных посевах, Доклады АН СССР, V, XVII, с. 293—296, 1937.
[3] Делоне Л., Рентгеномутации пшеницы, Труды прикладной ботаники, 5—14, 1930.
[4] Сапегин А. А., Рентгеномутация у пшеницы, Природа, 1935.
[5] Autenrith, 1821 (Цитировано по Коррренсу).
[6] Correns, Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechtes bei den höheren Pflanzen, Berlin, 1928.
[7] Goodspeed, The effects of X-rays and radium on species of the genus Nicotiana, Journ of Heredity, V. 2, p. 243—259, 1929.
[8] Knapp A., Untersuchungen über die Wirkung von Röntgenstrahlen an den Lebermoos Sphaerocarpus, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererblehre, V. 70, 309—349, 1935.
[9] Lorbeer, Die Umwandlung eines haploiden genotypisch weiblichen gametophyten von Sphaerocarpus Donnellii in einen männlichen mit Hilfe von Röntgenstrahlen, Planta, v. 25, 70—83, 1936.

[10] MacPhee, The genetics of sex in hemp, Journ. Agric. Research, v. 31, № 10, 935—945, 1925.
[11] Schaffner J., Sex and sex determination in the light of observations and experiments in dioecious plants, American Naturalist, 319—327, 1927.
[12] Stadler L., Mutations in barley induced by X-rays, Science, v. 68, 186, 1928.

L. P. BRESLAVETS. MORPHOLOGICAL CHANGES IN HEMP INDUCED BY X-RADIATION

I. MACROSCOPIC OBSERVATIONS

SUMMARY

X-ray treatment induces various morphological changes in hemp, the number of such changes increasing with the dosage. The larger the dosage, the greater the number of plants exhibiting changes and the more farreaching the changes. Particularly frequent are changes in the color and shape of the leaves, such changes being observed in all plants subjected to large doses (9000 r and 10 000 r).

X-radiation induces not only qualitative changes in the hemp stem (dichotomous branching at different heights of the stem and cessation of development of the apical bud) but also quantitative ones. In one experiment doses of 1000 r, 2000 r, and 3000 r induced a significant increase in the height of the stem; in another experiment doses of 1000 r and 5000 r also seemed to have a favorable effect on height, but this increase did not prove to be statistically significant.

The larger the X-ray dose, the smaller the number of plants which survive until sexual maturity, female plants proving to be more resistant to strong doses than male plants. X-ray treatment induces the more frequent occurrence of changes in sex. In male inflorescences there may be observed all possible transitions from normal staminate flowers to flowers in which fully formed seeds are produced.

These experiments show that X-radiation does not induce any new changes, but that it accelerates and intensifies processes more and more as the dosage is increased until such a dosage is reached as is fatal to the plants.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ „ПРОСТЫХ РАЗРЫВОВ" В ИНЕРТНОМ РАЙОНЕ X-ХРОМОСОМЫ DROSOPHILA MELANOGASTER

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Сравнительно-цитологическое изучение активных и инертных районов обнаружило общие основные элементы в их строении и некоторые общие принципы поведения (Прокофьева, 1937). Это побудило меня пересмотреть с цитологических позиций вопрос о возможности „простых" разрывов в инертных районах. Как известно, в активных районах свободных простых разрывов, в результате которых хромосома теряет свой дистальный конец, не получая взамен естественного конца какой-либо другой хромосомы, не встречается.

Однако для инертных районов такие случаи были описаны (Patterson, 1933). Наличие „простых" разрывов в инертных районах послужило бы основанием для представления, что гены инертных районов по своему строению принципиально отличны от генов активных районов, так как в последних „простых" разрывов не наблюдается, т. е. интерстициальные гены концевыми становиться не могут.

Цитологическое исследование инертных районов хромосом в слюнных железах опровергло ряд фактов, позволивших проводить такое резкое различие между инертными и активными районами, показав, прежде всего, строение и тех и других из совершенно одинаковых элементов, характеризующихся одинаковыми в ряде случаев особенностями поведения (Фролова, 1935, 1936; Прокофьева, 1937). Эти данные позволили предположить, что и в отношении разрывов между активными и инертными районами не может быть резких различий, и эффект „простых" разрывов в инертном районе может быть объяснен каким-то другим путем. Тщательное изучение строения инертного района нормальной X-хромосомы позволило мне подойти непосредственно к изучению случаев „простых разрывов" в этом районе, сообщение предварительных данных о которых и помещено в настоящей работе.

I. Специальная часть

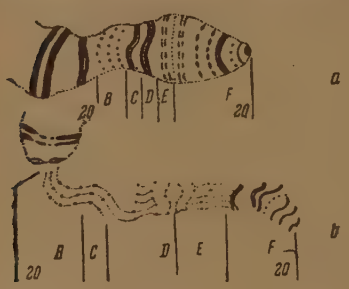
1. Материал и методика

Материалом для настоящей работы служили две линии sc^8 с так называемыми „простыми разрывами" в инертном районе X-хромосомы. Благодаря наличию в хромосоме sc^8 большой инверсии левый ее конец с генами $lethal^{J1}$, chlorotic, yellow и achaete оказывается отделенным от остальной массы активных генов инертным участком, несущим нормальный аллель гена bobbed.

При скрещивании самцов sc^8 с самками гомозиготными по генам y и ac в потомстве возникает некоторый процент (довольно высокий, если самцы

были облучены) y и ac самок, и дальнейший генетический анализ показывает, что изменения эти летальны. Иногда они затрагивают и ген bobbed, и он перестает прикрывать рецессивный аллеломорф, находящийся в оппозиционной хромосоме.

Одновременное „мутирование" двух y и ac или трех (y, ac и bb) генов навело, естественно, на мысль, что в этих случаях происходит просто отрыв левого конца X-хромосомы, благодаря которому теряются нормальные аллели y и ac, а иногда, когда разрыв проходит правее, также и bb. Поскольку генетических доказательств сохранения в этих случаях каких-либо генов левее yellow не было, то такие изменения и получили название „простых разрывов". В изученных мною линиях самцы имели обломанную хромосому sc^8 и, кроме того, делетированную X-хромосому, сохранившую „утерянные" хромосомой sc^8 локусы и потому обеспечивавшую жизнеспособность мух. В разных линиях были использованы делетированные хромосомы разной длины.



Фиг. 1. Строение инертного района проксимального конца нормальной X-хромосомы: a) в случае полной конъюгации его хромонем; b) в случае неполной конъюгации хромонем
Fig. 1. Structure of the inert region of the proximal end of a normal X-chromosome: a) in the case of complete conjugation of chromonemata; b) in the case of incomplete conjugation of chromonemata

2. Строение инертного района X-хромосомы нормальной линии

Для настоящей работы (фиг. 1) я провела большее детальное исследование строения инертного района X-хромосомы, чем в предыдущих работах (Меллер и Прокофьева, 1935; Прокофьева, 1937), и получила следующие данные.

На хорошо растянутых и хорошо окрашенных хромосомах инертный район X-хромосомы состоит не меньше чем из восемнадцати дисков (фиг. 1,b). Часть дисков имеет ясное хромиольное строение, некоторые же, даже на очень растянутых хромонемах, выглядят как сплошные хроматиновые структуры. В отдельных случаях (фиг. 1,a) инертный район X-хромосомы представлен коротким сегментом, в котором, благодаря тесной конъюгации между собою хромонем, его составляющих, можно наблюдать типичные эухроматиновые диски, сохраняющие ту же индивидуальность в морфологическом строении, какая свойственна дискам активной части хромосом.

Самая левая часть инертного района X-хромосомы состоит из 3 дисков, почти всегда имеющих прерывистое строение. По существу, этот район состоит скорее из отдельных хромиоль, чем из дисков. За этим хромиольным районом идет участок, состоящий из 2 почти всегда хорошо красящихся дисков, в левой части которых (диски 20 CD1), на основании изучения разрывов в линиях sc^4 и sc^8, мы локализовали ген bobbed. Следующий за этими дисками район состоит также из нескольких характерных дисков, легко идентифицируемых в каждом отдельном случае. К району bobbed прилегают два диффузных двойных слабо красящихся диска, между которыми расположен тонкий прерывистый 20EF1-2. За ними идут два хорошо красящихся, прерывистых диска 20F3-4, правее их лежит резкий хорошо красящийся сплошной диск F5-6. Самую проксимальную часть X-хромосомы составляют три диска: хорошо красящийся хромиольный, тонкий непрерывный и последний широкий сплошной (20 F 7, 8 и 9).

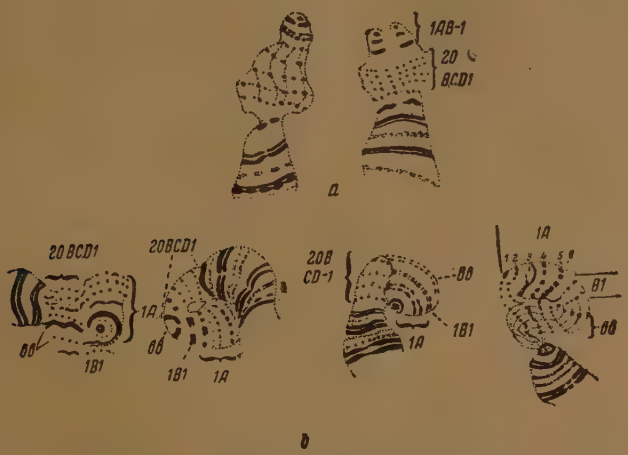
В X-хромосоме линии sc^4 разрыв прошел, повидимому, внутри резкого двойного диска 20C. В X-хромосоме линии sc^8 разрыв прошел внутри двойного диска 20D. При моем исследовании „простых разрывов" в инерт-

ном районе X-хромосомы sc^8 я, следовательно, имела дело с районом 20BCD1, т. е. хромиольным участком, расположенным в левой части инертного района X-хромосомы, и районом bobbed.

3. Строение левого конца X-хромосомы sc^8 (фиг. 2)

Результаты цитологического исследования левого конца X-хромосомы sc^8 были описаны мною в одной из предыдущих работ (Прокофьева, 1937). Здесь же я хочу сделать некоторые существенные дополнения, появившиеся в результате дальнейшего исследования этой линии и инертных районов вообще.

Приведенные в прошлой работе данные относятся к случаям, когда инертный район 1A123 дистального конца хромосомы sc^8 не конъюгировал с гетерохроматическими участками X-хромосом и других хромосом. Бла-



Фиг. 2. Строение дистального конца хромосомы sc^8: a) инертный район 1A123 не конъюгирует с инертным районом 20BCD1 (наиболее распространенные картины); b) инертный район 1A123 конъюгирует с инертным районом 20BCD1, благодаря чему на дистальном конце образуется складка или кольцевая структура (более редкие случаи)

Fig. 2. Structure of the distal end of the sc^8 chromosome: a) inert-region 1A123 not conjugating with the inert region 20BCD1 (the most common condition); b) inert region 1A123 conjugates with the inert region 20BCD1, causing formation of a ring structure (less common cases)

годаря этому в описанных мною случаях левый конец хромосомы sc^8 имел строение, не отличающееся, в основном, от дистальных концов других хромосом, как это показано на фиг. 2, a.

Но наряду с этими „хорошими" картинами в линии sc^8 изредка встречались хромосомы, обладающие весьма сложным строением дистального конца. Они были рассмотрены в то время мною, как артефакты, возникшие при приготовлении препарата, и специального исследования этих случаев проведено не было.

За истекший год, в связи с исследованием „простых разрывов" в хромосоме sc^8, я заново пересмотрела все без исключения видоизменения левого конца этой хромосомы и выяснила следующее.

Наряду с ранее описанным мною строением дистального конца хромосом sc^8 изредка встречаются сильно отличающиеся от него структуры, в строении которых разобраться удалось только после большого анализа многих случаев. Оказалось, что самый дистальный кончик хро-

мосомы sc^8 в некоторых ядрах образует колечко, которым начинается свободный конец хромосомы. Изучение строения этого кольца показывает, что оно образовано слиянием дисков инертного района 1A123 (дистальный конец) с дисками инертного района 20A45B (фиг. 2,b).

В некоторых случаях кольцо так сжато, что идентифицировать в нем отдельные районы оказывается невозможным. Иногда же отдельные диски лежат хорошо, и тогда среди дисков инертных районов можно выделить диски района 1A5-7B1. Свернувшийся кончик в ряде случаев образует не кольцо, а скорее вдвое сложенную хромосому, так как в образовании замкнутого кольца участвует не по одному диску дистального и проксимального инертного района, а, повидимому, по три, между которыми и лежит небольшой участок „активного" вещества района 1A567B1 (с локусами y и ac), представленного всего лишь 4—5 дисками, и район bobbed. Анализ всей структуры показывает, что расположенные справа

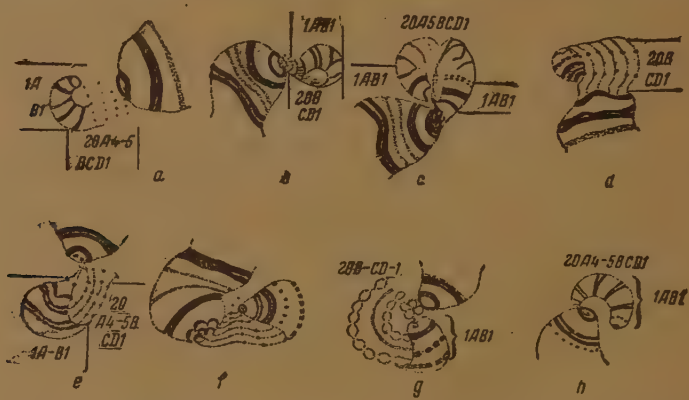


Рис. 3. Строение дистального конца хромосомы sc^8 с простым разрывом в инертном районе (линия № 1). Инертный район 1A123 всегда конъюгирует с инертным 20A4-5B, благодаря чему на дистальном конце образуется кольцевая структура

Fig. 3. Structure of the distal end of the sc^8 chromosome with a „simple break" in the inert region (stock № 1). Inert region 1A123 always conjugate with the inert region 20A4-5B, causing formation of a ring structure

и слева от района 1A5-7B1 инертные районы имеют приблизительно одинаковую длину (состоят из 3—4 дисков). Благодаря этому район 1A5-7B1 и район bobbed лежат на самом сгибе образованного кольца или складки (фиг. 2,b).

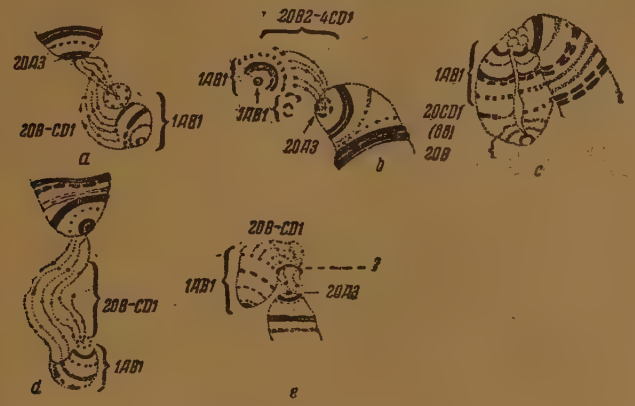
Данное положение локусов y и ac в кольцеобразной структуре левого конца хромосом sc^8 и является, повидимому, источником каких-то аберраций, вызывающих эффект „простого разлома" в инертном районе, ибо, как мы покажем ниже, ни в одном из двух изученных случаев я не обнаружила полной утери района 1A5-7B1.

4. Цитологический анализ левого конца хромосомы sc^8 с „простым разрывом"

а) Линия № 1 (фиг. 3, 4, 5). Так же, как в редких случаях линии sc^8, дистальный конец X-хромосомы в данной линии образован небольшим, в отдельных случаях чрезвычайно отчетливо выраженным кольцом. Единственное отличие от линии sc^8 заключается в том, что кольцевая структура, в особенности же столь резко выраженная, в sc^8 встречается редко,

тогда как в исследованной линии с „простым разрывом" она является обычным строением левого конца Х-хромосомы.

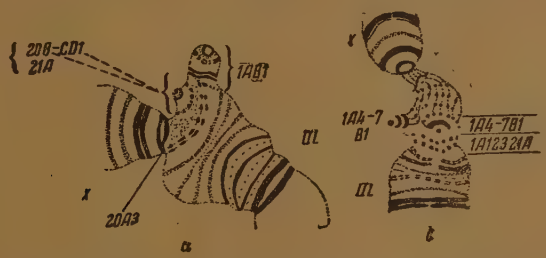
Диски 1А46В1 (содержащие локусы генов у и ас) заключены между инертными районами 1А123 и 20А45CD1, конъюгация которых и ведет



Фиг. 4. Строение дистального конца хромосомы sc^8 с „простым разрывом" в инертном районе. Некоторые примеры редких случаев: a) разорванное кольцо; b, c,) отсутствие конъюгации компонентов хромосомы в районе кольца; e) присутствие в инертном районе 20В какой-то сплошной хроматиновой структуры (линия № 1)

Fig. 4. Structure of the distal end of the sc^8 chromosome with a „simple break" in the inert region (stock № 1). Some rare cases: a) a brocken ring; b, c) lack of conjugation of the constituting part of a chromosome in the region of the ring; e) a case of occurrence some chromatic structure in the region 20B

к образованию кольца. Идентифицировать точно отдельные диски небольшого активного участка, вставленного в кольцевой структуре между двумя инертными районами, было очень трудно, поэтому на рисунках обозначено лишь положение активных и инертных участков, без их детализации.



Фиг. 5. Конъюгация дистального конца хромосомы sc^8 с „простым разрывом" в инертном районе с дистальным концом IIL: a) в конъюгации участвует инертный район 20В: b) в конъюгации участвует инертный район 1А123

Fig. 5. The conjugation of the distal end of the sc^8 chromosome with a „simple break" in the inert region with the distal end of II L: a) the inert region 20B is participating in conjugation; b) the inert region 1A123 is participating in conjugation

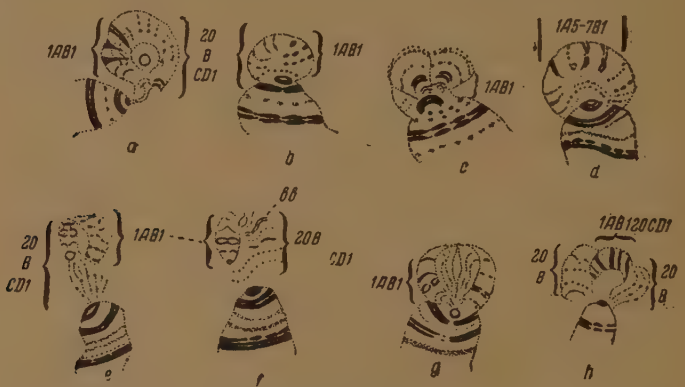
Насколько позволили наши средства наблюдения, никаких цитологически заметных аберраций в кольце нам обнаружить не удалось, если не считать отсутствия в некоторых случаях конъюгации между собою составных

частей хромосомы (фиг. 4, b, c) и одного случая вставки в инертный район 20B какой-то сплошной хроматиновой структуры (фиг. 4, e).

Последняя картина может быть объяснена результатом механического повреждения кольца при приготовлении препарата.

В материале линии № 1 были встречены картины, показывающие сложность цитологического поведения хромосомы sc^8 с „простым разрывом" (фиг. 5).

Обыкновенно дистальный конец X-хромосомы в изученных линиях лежит в ядре свободно, начинаясь описанным выше колечком. Но иногда этот конец конъюгирует с дистальным концом какой-либо из аутосом. Конъюгация негомологичных хромосом дистальными концами, как я уже писала (Прокофьева, 1937), вызвана присутствием небольших инертных участков на дистальном конце каждой из хромосом.



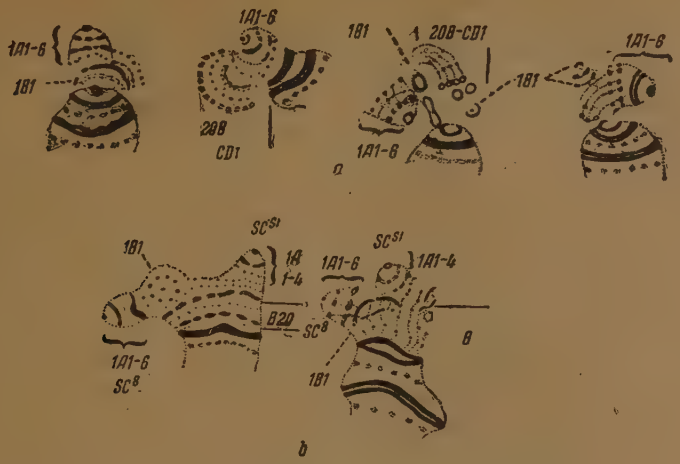
Фиг. 6. Строение дистального конца хромосомы sc^8 с „простым разрывом" в инертном районе (линия № 2)
Fig. 6. The distal end of the sc^8 chromosome with a „simple break" in the inert region (stock № 2)

Благодаря конъюгации дистального конца X-хромосомы линии № 1 с дистальным концом IIL, образуется сложная конфигурация, изображенная на фиг. 5. В одном случае с инертным районом дистального конца IIL конъюгирует район 1A123 (фиг. 5, b), в другом — район 20B (фиг. 5, a).

Весьма вероятно, что такое соединение дистальных участков хромосом в определенных соматических клетках отражается на некоторых признаках, зависящих от „эффекта положения" генов, лежащих внутри или непосредственно вблизи конъюгирующих районов.

b) Линия № 2 (фиг. 6). Дистальный конец X-хромосомы этой линии не обнаруживает резких отличий от того, что мы наблюдали в ядрах исходной линии sc^8. Дистальный конец, благодаря конъюгации дисков инертного района 1A123 и 20AB, заканчивается хорошо выраженным колечком, в котором сравнительно легко идентифицировать инертный и активный районы. Структура дисков в кольце, изображенном на фиг. 6, дает некоторые основания думать, что активный район (диски 1A456) в данной линии инвертирован.

Часто наблюдаемая дезорганизация средней части этого кольца, т. е. дисков района 1A56B1, расположенных как-раз на наиболее крутом сгибе кольца, заставляет предполагать в этом районе какую-то аберрацию, характер которой однако установить не удалось. Почти во всех случаях можно было отчетливо наблюдать хромиольные диски инертного района 20ABC и расположенные перед ним сплошные диски района 1A4—7B1. Отсутствие конъюгации компонентов хромосомы в кольце также заста-



Фиг. 7. Строение дистального конца хромосомы sc^{s1}:
a) у самцов sc^{s1};
b) у самок $\frac{sc^{s1}}{sc^{s}}$

Fig. 7. The distal end of the chromosome sc^{s1}:
a) males sc^{s1};
b) females $\frac{sc^{s1}}{sc^{s}}$

вляет предположить и в этой линии наличие какой-то аберрации. Предварительные данные, однако, говорят лишь за инверсию всего активного района 1A5—7B1.

5. Строение левого конца X-хромосомы sc^{s1} (фиг. 7)

Строение дистального конца X-хромосомы sc^{s1} заставляет предположить наличие в районе 20BCD1, 1AB1 какой-то аберрации (фиг. 7, a).

Небольшой активный участок 1AB1 оказывается разломанным в районе 1A6—B1. Внутри инертного района 20A4-5BCD1 наблюдается вставка

Фиг. 8. Дистальный конец хромосомы гетерозиготной самки
$\frac{sc^{s}\text{ „с простым разрывом"}}{sc^{s}\text{ „обычной"}}$

Fig. 8. Distal end of the chromosome heterozygous female
$\frac{sc^{s}\text{ (with a „simple break")}}{sc^{s}\text{ (unbrocken)}}$

участков эухроматического диска, повидимому 1B1. Хотя окончательные выводы на этом сложном материале и трудно делать, все же, вероятно, мы имеем дело с маленькой инверсией, один разрыв которой прошел в районе 1A7B1, другой — в инертном районе 20B. Для более точного выяснения характера аберрации самки sc^{s1} были скрещены с самцами sc^{s}.

При исследовании дистального конца X-хромосомы самок $\frac{SC^{s1}}{SC^{s}}$ было обнаружено следующее (фиг. 7, b). Гомологичные районы 1AB1 обеих хро-

ного конца, но возникшая в результате конъюгации структура так сжата, что точно установить на основании ее изучения характер аберрации не представляется возможным.

Я поместила в этой работе данные по X-хромосоме sc^{s1}, на дистальном конце которой была обнаружена явная аберрация, повидимому инверсия, с одним разрывом внутри активного участка 1A56B1 и другим — в инертном районе 20B. При сравнении дистальных концов X-хромосом sc^{s1} и sc^{8} с так называемым „простым разрывом" бросается в глаза резкое различие. В то время как активный участок 1A56B1 хромосом sc^{s1} разорван инверсией на две части, в линии sc^{8} с „простым разрывом", он сохраняет свое нормальное строение, будучи вставленным в кольцо.

Таким образом, мы видим, что цитологический механизм, при котором возникает эффект „простого разрыва", довольно сложен и заключается, повидимому, в основном, в следующем.

1. Возникновение в хромосоме sc^{s} на дистальном конце инверсии, захватывающей часть инертного района 20ABCD1 и часть или весь активный район 1A567B1. Я допускаю также возможность нехватки, неуловимой при наших средствах наблюдения.

2. Конъюгация инертных районов 1A123 и 20A4-5B, ведущая к возникновению кольцевой структуры, в которой хромонемы тесно сконъюгированы между собою.

3. Конъюгация инертных районов кольца с инертными районами дистальных и, очень редко, хромоцентральных концов хромосом.

Что же является ответственным за возникновение эффекта „простого разрыва"? Сама кольцевая структура дистального конца, хромосомальная аберрация, вызвавшая возникновение кольца; неуловленная в наших исследованиях, но, возможно, имеющаяся здесь нехватка; или, наконец, новые взаимоотношения между данными активным участком и инертными районами различных хромосом — вопрос этот остается открытым. Одних цитологических данных недостаточно для его разрешения.

Сравнение цитологических картин, наблюдаемых в хромосомах sc^{8} с „простым разрывом", с картинами, наблюдаемыми в ядрах некоторых изученных нами мозаичных линий, показывает, что, несмотря на то, что в обоих этих случаях мы имеем дело с приближением активного участка с определенными генами к инертному району, цитологические картины в приближенных активных участках различны.

В линиях мозаичных по гену white (Прокофьева, 1938) мы имеем дело с приближением данного активного района к инертному району (IV хромосомы), расположенному недалеко от точки прикрепления нити веретена, благодаря чему в районе локуса white понижается конъюгация хромонем. Невидимые до сих пор хромонемы начинают интенсивно краситься. В случаях же „простых разрывов" в хромосоме sc^{8} мы имеем, повидимому, аберрацию, образование кольцевой структуры и взаимодействие при конъюгации двух инертных районов, расположенных в нормальной хромосоме на противоположных концах, но удаленных от точки прикрепления нити веретена. Хорошо сконъюгированные хромонемы кольца совершенно не красятся, так же как не красятся нормально и хромонемы эухроматической части хромосомы. Но ни в том, ни в другом случае нами не было обнаружено видимой утери части хромосомы, описанной Шульцем (Morgan, Bridges, Schultz, 1936).

Проведенное исследование показывает, что в инертных районах „простые разрывы", повидимому, не происходят, т. е. интерстициальные гены концевыми становиться не могут.

Институт генетики
Академия Наук СССР

Поступило
20. XII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Меллер Г. Г. и Прокофьева А. А., Хромонема инертного района X-хромосомы Drosophila melanogaster, Докл. АН СССР, т. I, 9, 1935.
[2] Прокофьева-Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах Drosophila melanogaster, Изв. АН СССР, сер. биолог., 2, 1937.
[3] Прокофьева-Бельговская А. А., Инертные районы на дистальных концах хромосом Drosophila melanogaster. Изв. АН СССР, сер. биолог., 4, 1937.
[4] Прокофьева-Бельговская А. А., Инертный район в субтерминальной части X-хромосомы Drosophila melanogaster, Изв. АН СССР, сер. биолог., № 1, 1938.
[5] Фролова С. Л., Структура ядер в слюнных железах некоторых видов Drosophila, Биолог. журн., V, 2, 1936.
[6] Bauer H., Structure and arrangement of salivary gland chromosomes in Drosophila species, Proc. Nat. Ac. Sci., V, 22, 4, 1936.
[7] Frolowa S. L., Struktur der Kerne in den Speicheldrüsen einiger Drosophilaarten, Biolog. Journal, 2, 1936.
[8] Muller H. J. and Prokofyeva A. A., The structure of the chromonemes in the inert region of the X-chromosome, C. R. Acad. Sc. U. S. S. R., 1, 9, 1935.
[9] Morgan T. H., Bridges C. B. and Schultz J., Report of investigation on the constitution of the Germinal material in relation to heredity, Carn. Inst. Year Book, 35, 1936.
[10] Patterson J. T., The mechanism of mosaic formation in Drosophila, Genetics, 18 : 32—52, 1933.
[11] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Observations on the structure of chromosomes in the salivary glands of Drosophila melanogaster, Bull. de l'Ac. Sci. de L'URSS, Série biologique, 2, 1937.
[12] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Inert regions in the distal ends of chromosomes of Drosophila melanogaster, Bull. de l'Ac. Sci. de l'URSS, Série biologique, 4, 1937.
[13] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Inert region in the subterminal part of the X-chromosome of D. melanogaster, Bull. de l'Ac. Sci. de L'URSS, Série biologique, № 1, 1938.

A. A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA. CYTOLOGICAL STUDY OF THE „SIMPLE BREAKS IN THE INERT REGION OF THE SCUTE[8] CHROMOSOME OF DROSOPHILA MELANOGASTER

SUMMARY

Conjugation of certain portions of the inert region of the X-chromosome in D. melanogaster with inert regions of autosomes suggests that these regions have some structures in common. If so, detailed study of the structure of inert regions in the X-chromosome (at distal and proximal ends and interstitial portions of the chromosome) should throw light on the nature of inert regions of chromosomes in D. melanogaster in general.

The structure of the inert region of a normal X-chromosome here described indicates a highly complex morphological structure in cases of complete conjugation of chromonemata in the particular region.

We could distinguish no structure among the chromomeres of the inert region of the X-chromosome which would correspond to the morphological structure described by Bauer (Bauer, 1936) as a heterochromomeres. In complete conjugation of the chromonemata, the chromomeres of the inert region of the X-chromosome form typical discs having the same variety and constancy of morphological structures as those in the active region of the chromosome. Where conjugation of the chromonemata is disturbed the discs of the inert region disintegrate into more or less similar chromomeres and chromioles indistinguishable in structure from the chromomeres of the active region 1A5—7B1 when the latter is included between them and disintegrated as well (as it sometimes happens in the sc[8] chromosome).

Different sections of the inert region of the X-chromosome of complex and strictly individual structure, differ from each other in cytological behavior.

In the present investigation I have dealt, first, with the inert region 20A4—5BCD1, i. e. the region including the bobbed locus and that situated between the latter and the active part of the chromosome and, second, with the inert region 1A123. Notwithstanding the conjugation of some elements of these regions in a number of stocks with the inert region situated to the right of bobbed (20DEF1) this latter region is very different from the first two. A cytological investigation of stocks revealing mosaicism (Prokofyeva-Belgovskaya, 1938) has shown that approaching of the region 20DEF1 to an active

one is followed by a disjunction of chromonemata in the latter with simultaneous appearance of the thymonuclaic acid in the region involved, while neither the region 1A123 nor the region 20A4—5B (to the left of bobbed) show such peculiarities (this is also true in case of the spindle fibre attachment region — 20 F). Therefore when investigating the distal end of the sc^8 chromosome, is observed, as a rule, completely conjugating and well staining chromonemata in the ring-shaped structures peculiar to this end.

The location of inert and active regions on the distal end of the sc^8 chromosome makes possible the formation of ring structure following on conjugation of region 20A4—5B with region 1A123. In spite of this in sc^8 we find ring structure at the distal end only very rarely. In stocks with so called „simple breaks", ring structure is typical for distal end, this being the only cytological difference between aberrant and normal sc^8 X-chromosomes. Disturbances of this structure observed in several nuclei of the stocks examined represent exceptions. We may therefore suppose that stocks with „simple breaks" occur as a result of auxiliary conditions making easier the formation of ring structure, a basis for which already exists in the sc^8 chromosome.

What is the precise nature of these new conditions is not known, but two hypothesis, which do not exclude one another can be suggested.

1. One such auxiliary factor may consist in an inversion of the entire active section of 1A5—7B1 as a result of which part of the inert region 20ABCDI is found located directly adjacent to the distal inert region 1A123. Cytologically it is extremely difficult to detect such an inversion in ring structure, since the discs of inert regions 1A123 and 20AB, located to the left and right of a small active section inserted into the inert region, are indistinguishable from one another. Apparently the ring is formed mainly by inert region 1A123, bending for conjugation with region 20ABCD. The latter is less fitted for such bending as it is fixed by all the rest of the chromosome.

The four very thin discs in the inert region at the distal end of the sc^8 chromosome are alone hardly sufficient to form ring structure. Inversion of a portion of inert region 20ABC reinforces this region and rendering the cytological mechanism of conjugati on easier, results in ring formation.

It is also possible that inert regions 1A123 and 20A4—5B contain a very few homologous loci, their attraction for each other being insufficient for ring formation. The portions of the proximal inert region of the X-chromosome which are separated by a break possess, as mentioned earlier (Prokofyeva, 1937), a strong tendency to conjugate with each other. It may be therefore that it is the portions of inert region 20A4—5B separated by inversion which, conjugating with each other, are responsible for the ring formation.

2. The second plausible explanation of the cytological difference between the structure of an unaltered sc^8 chromosome and that of the sc^8 chromosome having a „simple break" can be found in suggesting, that the latter chromosome has a small deficiency in the inert region, situated between the bobbed locus and the point of the break in the sc^8 chromosome (the disc 20DI). As I have already pointed out, the region situated between the bobbed locus and the spindle fibre attachment, while conjugating with the region 20A4—5B, is somewhat different from it. Due to the presence of that region in an unaltered sc^8 chromosome, the distal end of the latter assumes in some nuclei a chromocentral structure, therefore if the chromosome with a „simple break" would have a deficiency of the region in question, the cause hindering the conjugation in the distal end of the chromosome would be eliminated and formation of a ring-shaped structure would result. This deficiency might also involve the loci for y and ac; but its size should have been very small, — not more than two chromomeres, — otherwise we could have established its presence in this investigation quite definitely.

Fig. 8 represents a distal end of the conjugated X-chromosomes of a female $\left[\frac{sc^8 \text{ with a „simple break"}}{sc^8 \text{ (unbrocken)}}\right]$. One can see that the very ends of the

two chromosomes do not conjugate with one another in spite of their both having the region 1AB1. If however in the „unbrocken" sc^8 chromosome we can easily identify the individual discs of this region, in the aberrants sc^8 chromosome, such identification is much more difficult. It is quite obvious that in the distal end of this latter chromosome some structural changes have occurred. Although a complete conjugation of the distal ends sometimes do occur, the structure arising as a result of such conjugation prove always so condense and hard to investigate that up to now we were unable to establish the exact nature of the rearrangement in question.

Inert regions within the ring in some cells cause attraction of the ring toward the distal ends of other chromosomes, or, much less frequently, to their proximal (chromocentral) regions (Fig. 5), complicating the cytological relationships within the nucleus.

I have presented in this paper some data concerning the sc^{s1} chromosome. In the distal end of that chromosome I have found an obvious rearrangement, probably an inversion with one break occurring in the active section (1A56B1), and the other in the inert region 20B. A comparison of distal ends of the sc^{s1} chromosome and that of the sc^8 chromosome with a „simple break" reveals a sharp difference in their structures. In the former the active region (1A5—6B1) is brocken by the invertion in two parts, while in the latter it remains in its normal position, being included in the ring.

The cytological mechanism giving rise to „simple breaks" is thus seen to be fairly complex. It may be outlined as below:

1. Occurrence of inversion in the sc^8 chromosome at the distal end, including part of inert region 20BCD1 and all active region 1A567B1. Possibly the inversion may be accompanied by a deficiency not detected with our methods of investigation.

2. Conjugation of inert regions 1A123 and 20A4-5B resulting in ring structure with the chromonemata in close conjugation.

3. Conjugation of inert regions of the ring with inert regions of distal and, very rarely, chromocentral ends of chromosomes.

What then is responsible for the simple break effect? The ring structure itself at the distal end (Shultz, 1935), the chromosome aberration causing ring formation, a deficiency possibly present but being undetectable with our methods, or finally new relationships between the active sections in question and the inert regions of various chromosomes? The question remains open. Cytological data alone is insufficient to solve the problem.

A comparison of the cytological pictures observed in the case of a sc^8 chromosome having a „simple break" with those, observed in cases of mosaic stocks investigated has shown that notwithstanding the fact, that in all these cases an active region is approached to the inert one, the cytological conditions in the active section approached in the case of sc^8 „simple break" and in cases of mosaic stocks are different. In cases of mosaicism for the white gene studied by us (Prokofyeva, 1938) the active region in question approaches the proximal portion of the inert region (chromosome four), weakening the conjugation of chromonemata in the region of the white locus, thymonucleic acid appearing in the chromonemata. In „simple breaks" in the sc^8 X-chromosomes we apparently have aberrations in the inert region, ring structure, and interaction between two inert regions located in the normal chromosome at opposite ends and not lying in direct contact with the point of attachment of the spindle fiber. The intimately conjugated chromonemata of the ring d'ont stain at all just like the chromonemata of the euchromatic parts of chromosomes.

We did not find the visible loss of a portion of chromosome described by Shultz (Shultz, 1936), and so could make no cytological study of this point.

The present investigation shows that apparently „simple breaks" in the inert regions do not occur. This means, that interstitial genes can not become end-genes.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

ИНЕРТНЫЕ РАЙОНЫ ВНУТРЕННИХ ЧАСТЕЙ Х-ХРОМОСОМЫ DROSOPHILA MELANOGASTER

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Обнаружение инертных районов на дистальных концах хромосом, как постоянного элемента их структуры, является существенным вкладом в наши знания о строении хромосом.

Впервые эти районы были выявлены на метафатических хромосомах Drosophila, как гетерохроматические дистальные участки хромосом (Heitz[10], 1933; Прокофьева, 1935); затем их присутствие было обнаружено на хромосомах слюнных желез D. melanogaster благодаря их тенденции конъюгировать с хромоцентральными районами и друг с другом (Bridges, 1937; Прокофьева-Бельговская, 1937 b). Эти данные послужили толчком для переисследования строения хромосомы и у растений, в результате которого у целого ряда растительных объектов были обнаружены дистальные инертные районы, как постоянные элементы организации хромосом (Kostoff, 1938 a, b, c, d). Дальнейшие исследования показали, что инертные районы являются не только постоянной структурой проксимальных и дистальных концов хромосом, но входят также в состав внутренних частей хромосомы (Прокофьева, 1938).

В настоящей работе излагаются дальнейшие факты, полученные при исследовании инертных районов Х-хромосомы D. melanogaster.

I. Материал и методика

Прежде чем приступить к изложению наблюдений над инертными районами D. melanogaster, необходимо точно определить, что именно в настоящем исследовании понимается под инертным районом, так как появляется тенденция понимать под инертными районами в слюнных железах либо все слабо красящиеся части хромосомы (междисковые участки, матрикс), либо, наоборот, все сильно красящиеся, т. е. богатые тимонуклеиновой кислотой структуры (диски). Результаты проведенных мною исследований не дают оснований для принятия этих представлений. Цитогенетический анализ инертного района Х-хромосомы D. melanogaster показал, что инертный район в хромонемах слюнных желез представлен участком хромонемы с хромиолями, сходными с таковыми в активной части хромосомы, но характеризующимися особыми конъюгационными свойствами. Все локусы инертных районов конъюгируют между собою, независимо от возможного изменения их положения, в результате различных хромосомных аберраций. В случаях полной конъюгации хромосом инертного района между собою инертный район имеет типичную дискоидальную структуру, свойственную активным участкам хромосом, т. е. состоит в этом случае из красящихся и некрасящихся элементов. В случаях же нарушения конъюгации хромонем инерт-

ного района в хромонемах появляется тимонуклеиновая кислота, они начинают более или менее резко окрашиваться, и дискоидальное строение нарушается. Приближение к подобной структуре активного участка вызывает в нем сходные цитологические изменения, которые сопровождаются изменением признаков, контролируемых генами, заключенными в данном активном участке [7, 8]. В настоящем исследовании под „инертными районами" понимаются специфические участки хромонемы с хромиолями, отличающиеся от остальных частей хромонемы свойством конъюгировать между собою и с районами, расположенными вблизи точек прикрепления нитей веретена.

Хромосома, несущая рецессивный аллеломорф y, имеет всегда сильно развитый по сравнению с нормальной хромосомой дистальный инертный район 1A123. Этот район обладает сильно выраженной тенденцией конъюгировать с инертными районами внутренней части хромосомы, благодаря чему хромосомы, несущие ген yellow, являются удобным материалом для анализа внутренних инертных районов Х-хромосомы.

В настоящем исследовании материалом служила Х-хромосома в слюнных железах линии yacv. Наряду с нею были исследованы также нормальная линия, sc^8 и др. Метод исследования заключался в цитологическом анализе поведения различных участков Х-хромосомы при конъюгации.

II. Наблюдения

Уже при исследовании первого обнаруженного в Х-хромосоме внутреннего инертного района — в сегменте 2B (бульбус) — я обратила внимание на то, что в Х-хромосоме имеется несколько участков, характеризующихся теми же особенностями, какие свойственны инертным районам дистального и проксимального ее концов и бульбусу, т. е. участкам, которые закономерно выражают тенденцию конъюгировать с инертными районами, в особенности, если механизм их конъюгации облегчен, благодаря измененному положению этих участков в ядре. Ниже излагаются многократно проверенные результаты этих наблюдений и приводятся некоторые из рисунков, сделанных в процессе работы.

1. Инертный район вблизи локуса white

Исследование поведения хромосомы yacv показало, что в большом количестве ядер дистальный конец хромосомы согнут, образуя кольцо или складку. Ближайший анализ выясняет, что подобная конфигурация вызвана

Фиг. 1. Инертный район в локусе white (3C3, 3C6): a, b, c) конъюгация районов 3C3 и 3C6 с инертным районом 1A123; d) конъюгация районов 3C3 и 3C6 с инертным районом 20

Fig. 1. Inert region at the white locus (3C3, 3C6): a, b, c) conjugation of the 3C3 and 3C6 regions with the inert region 1A123; d) conjugation of the 3C3 and 3C6 regions with the inert region 20

конъюгацией дисков рай 1A123 с дисками 3B3 или 3B6 или с ними обоими. Как я уже писала[7], цитологический анализ района white в нор-

мальных линиях вместе с цитогенетическим анализом линии rst^2 позволяет предположить наличие в этом районе дупликации: диски 3C123 и 3C456 являются повторением друг друга в том же порядке.

В состав обеих частей дупликации входит по одному очень тонкому диску — 3C3 и 3C6, обладающему свойствами инертных районов. Эти диски имеют тенденцию конъюгировать не только с дистальным инертным районом 1A123, но в случаях, когда конъюгация их облегчена положением хромосом в ядре — и с проксимальным инертным районом 20B234. Подобные картины мы встречаем, например, в линии sc^8, где оба конца хромосомы сближены благодаря притяжению их к хромоцентру (фиг. 1).

2. Инертный район в участке 4C (левый разлом инверсии δ49)

Исследование обнаружило, что тонкие диски района 4C, именно диски 4C3-7 в линии yacv обладают теми же свойствами, какие наблюдаются у инертных районов 1A123, 2B, 3C3 и 3C6. Диски 4C3-7 обладают хорошо выраженной тенденцией конъюгировать с любым из этих инертных районов,

Фиг. 2. Инертный район в участке 4C3-7: a) конъюгация района 4C3-7 с инертным районом 1A123; b) конъюгация района 4C3-7 с инертным районом 2B; c) конъюгация района 4C3-7 с инертным районом в локусе white

Fig. 2. Inert region in 4C3-7: a) conjugation of the region 4C3-7 and inert region 1A123; b) conjugation of the region 4C3-7 with the inert region 2B; c) conjugation of the region 4C3-7 with the inert region at the white locus

так же как и с инертным районом, расположенным у нити веретена. Левый разрыв инверсии C1B лежит немного левее инертного района 4C3-7 (в районе 4A), левый же разлом инверсии δ49 лежит вблизи этого района. На фиг. 2 изображены случаи конъюгации дисков 4C3-7 с различными инертными районами.

3. Инертный район в участке 11A (левая граница дупликации Косикова, „weak spot")

Инертный район в участке 11A был обнаружен при исследовании хромосомы yacv, w^{m4} и в нормальной линии.

В линии w^{m4} имеется инверсия, левый разлом которой прошел левее white (диск 3C2), а правый — в районе нити веретена. Один из гомологов X-хромосомы (фиг. 3 a, b) конъюгирует нормально с хромоцентральными частями других хромосом, тогда как другой гомолог своим проксимальным инертным районом сконъюгировал с тонкими дисками, расположенными

в средней части участка 11A, образуя с ним одну непрерывную структуру. Инертный район в 11A лежит как-раз на левой границе дупликации, обнаруженной Косиковым.

4. Инертный район в участке 12EF (правая граница дупликации Косикова) (фиг. 4)

Тенденция к конъюгации района 12EF с хромоцентральными районами и с инертными районами дистальных концов была обнаружена как в нормальной Х-хромосоме, так и в хромосоме yacv. Наличие такой конъюгации

Фиг. 3. Инертный район в участке 11A, линия w^{mt4}. Конъюгация района 11A с инертным районом проксимального конца: a) малое увеличение; b) большое увеличение

Fig. 3. Inert region in 11A (w^{mt4}). Conjugation of the region 11A with the inert region of the proximal end: a) at a low magnification; b) at a high magnification.

Фиг. 4. Инертный район в участке 12EF: a) конъюгация участков 12EF с хромоцентром; b) конъюгация участков 11A и 12E (границы „дупликации" Косикова)

Fig. 4. Inert region in 12EF: a) conjugation of the region 12EF with the chromocenter; b) conjugation of the regions 11A and 12E (the ends of „Kossikov's duplication")

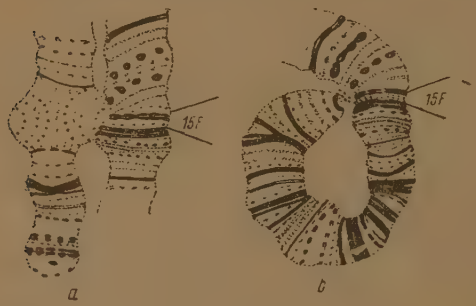
заставляет предполагать присутствие в данных участках небольшого инертного района, представленного несколькими тонкими хромиольными дисками. Фиг. 4,a изображает случай, когда хромосома yacv была вся притянута к хромоцентру, благодаря конъюгации с ним инертных райо-

нов 3C3 и 12EF. Конъюгация района 12EF с инертным районом 1У хромосомы и IIIL вызвала в данном случае образование хромоцентральной структуры во всем участке 12DEF.

В ряде случаев наблюдается конъюгация инертных районов участков 11A и 12E, т. е. дисков, расположенных по обе стороны дупликации Косикова, между собой (фиг. 4b). Не лишено вероятности, что вообще картины наблюдаемой иногда в районе 11A — 12EF складки вызваны не наличием здесь дуплицированных участков активного района, а присутствием в районе 11A и 12EF инертных участков, имеющих тенденцию конъюгировать друг с другом.

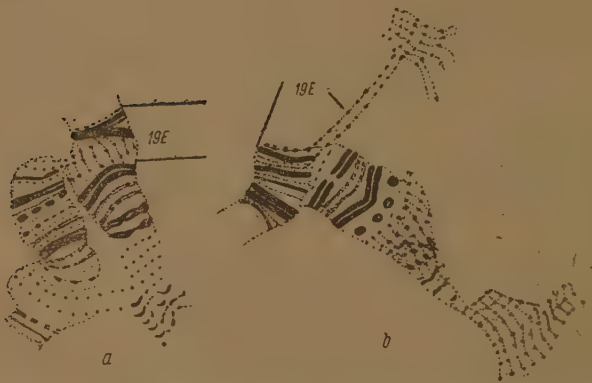
5. Инертный район в участке 15F (между forked и Bar) (фиг. 5)

Инертный район в участке 15F был обнаружен в нормальной берлинской линии, благодаря его тенденции конъюгировать с инертными райо-



Фиг. 5. Инертный район в локусе forked (15F) конъюгация участка 15F; a) с инертным районом 2B; b) с инертным районом проксимального конца

Fig. 5. Inert region at the forked-locus (15F): conjugation of the regions 15F: a) with the inert region 2B; b) with the inert region of the proximal end



Фиг. 6. Инертный район в участке 19E3-4: a) конъюгация его с дистальным инертным районом; b) конъюгация его с хромоцентром

Fig. 6. Inert region in the 19E3-4; a) conjugation of the region 19E3-4 with the inert region of the distal end of the X-chromosome; b) conjugation of the region 19E3-4 with the chromocenter

Примечание: Все фигуры, за исключением 3,a—4,a, выполнены с окуляром К 20 × и 2-мм объективом Цейса. Фигуры 3,a и 4,a выполнены с тем же объективом и с окуляром К 10 ×.

Note. All the drowings excluding 3,a—4,a were made with the Zeiss' ocular K 20 × and objective 2 mm. The drowings 3,a and 4,a were made with the same objective and the ocular K 10 ×.

нами, расположенными у нити веретена, с инертными районами дистальных концов хромосом и с районом 2B (бульбус) Х-хромосомы. Детальный анализ этих случаев позволяет предположить, что свойствами инертного района обладает один из тонких дисков в участке 15F, расположенном между локусами forked и Bar. На фиг. 5 изображены два случая конъю-

гации инертного района в 15F с инертным районом 2B (a) и с инертным районом проксимального конца 20B2—3 (b).

6. Инертный район в субтерминальной части Х-хромосомы — в участке 19E (фиг. 6)

Описываемый участок характеризуется, как это указано и на карте Бриджеса, надломом, наблюдаемым на хромосомах как самцов, так и самок любых линий. Тиняков также обращает внимание на свойство участка 19E легко ломаться. Исследование описываемого района в нормальной линии обнаружило присутствие в нем инертного района — тонкие диски 19E3-4, которыми Х-хромосома часто соединяется с хромоцентром.

Одновременное соединение с хромоцентром двух близко расположенных друг к другу проксимальных инертных районов 20EF и 19E3-4 и вызывает надлом в участке 19E. На фиг. 6 изображены случаи конъюгации описываемого инертного района с хромоцентром и с инертным районом дистального конца Х-хромосомы.

III. Обсуждение и выводы

1. Исследование обнаружило присутствие инертных районов в семи участках Х-хромосомы: 2B, 3C3, 3C6, 4C3-7, 11A, 12EF, 15F, 19E3-4. Несомненно, что этими данными далеко не охватываются все внутренние инертные районы Х-хромосомы.

2. Проведенное исследование показывает, что все обнаруженные инертные районы представлены в слюнных железах участками хромонемы с тонкими хромиольными дисками.

3. Инертные районы внутренних частей Х-хромосомы очень малы, и поэтому их притяжения друг к другу и к хромоцентральным или дистальным инертным районам, как правило, недостаточно, чтобы изогнуть хромосому для конъюгации. Благодаря этому в слюнных железах мы внутренних инертных районов обычно и не обнаруживаем. Но когда положение участков хромосомы внутри ядра изменяется так, что конъюгация данных участков облегчается, они всегда оказываются тесно сконъюгированными между собою.

4. Присутствие инертных районов во внутренних частях Х-хромосомы придает данным участкам характер „слабых мест“, так как по этим частям хромосома чаще всего рвется или изгибается. Особенно резко это выражено в участках 11A и 19E. Зависит ли хрупкость хромонемы в данных участках от особых механических свойств самой хромонемы инертного района, или же эта хрупкость есть результат конфликта сил притяжения в инертных районах — неизвестно.

5. Данные настоящего исследования позволяют высказать предположение, что инверсии и транслокации в Х-хромосоме могут явиться результатом конъюгации ее инертных районов между собою или с инертными районами других хромосом.

a) Инверсии y^{3P}, sc^{8}, sc^{4}, sc^{s1}, sc^{L8} и др., левый разрыв в которых прошел вблизи локусов y — ac — sc, а правый — в инертном районе проксимального конца, могут, возможно, быть результатом конъюгации инертных районов 1A123 (дистальный) и 20EF, с последующим разрывом и обменом концами вблизи сконъюгированных участков.

b) Инверсии w^{m4} и rst^{3} могут быть результатом конъюгации инертного района 3C3 с инертным районом 20EF.

c) Исследованные транслокации X—IV: w^{m5} и $w^{m\,Med}$ могут быть результатом конъюгации инертного района 3C3 с инертным районом IV хромосомы — 102F. Случаи подобной конъюгации мною наблюдались в слюнных железах нормальных линий.

d) Инверсии B^{M1} и B^{M2}, возможно, являются результатом конъюгации инертного района 15F с инертным районом 20EF.

e) Левые разрывы инверсий ClB и δ49 проходят вблизи инертного участка 4C. Возможно, что и правые разрывы этих инверсий прошли в инертных районах.

6. Инертные районы дистального и проксимального концов являются, повидимому, основой первичной организации хромосомы. Что же касается инертных районов внутренних частей хромосомы, то их природа неясна. Весьма возможно, что их присутствие внутри хромосомы есть явление вторичного порядка, и они представляют собой результат инверсий с разрывом в проксимальном инертном районе. Появившись и закрепившись в эволюции во внутренних частях хромосомы, они явились затем сами причиной дальнейших хромосомных аберраций.

За последнее время инертные районы обнаружены в следующих участках X-хромосомы: 4A (левая граница инверсии ClB), 11CD (правая граница инверсии δ49), 17A (правая граница инверсии ClB), 7C, 8C и 9B.

Институт генетики
Академия Наук СССР
Москва

Поступило
9.VIII.1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Косиков К. В., Новая дупликация в X-хромосоме Drosophila melanogaster и ее эволюционное значение, Докл. Акад. Наук СССР, 6, 1936.
[2] Костов Д., Гетерохроматические (инертные) районы в хромосомах Crepis capillaris, Докл. Акад. Наук СССР, 18, 463—465, 1938.
[3] Костов Д., К вопросу о структуре и поведении хромосом, Изв. Акад. Наук СССР, серия биол. (в печати), 1938.
[4] Прокофьева-Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах Drosophila melanogaster, Изв. Акад. Наук СССР, серия биол., 2: 393—426, 1937a.
[5] Прокофьева-Бельговская А. А., Инертные районы на дистальных концах хромосом, Изв. Акад. Наук СССР, Серия биол., 3: 719—724, 1937b.
[6] Прокофьева-Бельговская А. А., Инертный район в субтерминальной части X-хромосомы Drosophila melanogaster, Изв. Акад. Наук СССР, серия биол., 1: 97—103, 1938a.
[7] Прокофьева-Бельговская А. А., Исследование простых разрывов в инертном районе X-хромосомы Drosophila melanogaster, Изв. Акад. Наук СССР, серия биол. (в печати), 1938b.
[8] Прокофьева-Бельговская А. А., Исследование разрывов в локусе white X-хромосомы Drosophila melanogaster, Изв. Акад. Наук СССР, серия биол. (в печати), 1938c.
[9] Тиняков Г. Г., Об инертных районах и общей морфологии хромосом в слюнных железах Drosophila, Биол. журн., 5: 753—802, 1936.
[10] Heitz E., Über totale und partielle somatische Heteropyknose, sowie strukturelle Geschlechtschromosomen bei Drosophila funebris, Zeit. Zellf. u. Mikr. Anat., 19, 1933.
[11] Kossikov K. V., A new duplication in the X-chromosome of Drosophila melanogaster and its evolutionary significans, C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., 6, 1936.
[12] Kostoff D., The most probable place of location of the genes in the chromonemata, Nature, 141, 3571, 1938a.
[13] Kostoff D., Heterochromatin at the distal ends of the chromosomes in Triticum monococcum, Nature, 141: 690—691, 1938b.
[14] Kostoff D., A contribution to the chromosome structure and behaviour, Bull. de l'Acad. Sci. de l'USSR, Série biol. (in press), 1938c.
[15] Kostoff D., Heterochromatic (inert) regions in the chromosomes of Crepis capillaris, C. R. Acad. Sci. U.R.S.S., 18: 463—465, 1938d.
[16] Morgan T. H., Bridges C. B. and Schultz J., Constitution of the germ plasm in relation to heredity, Carnegie Inst. of Wash., Yearbook, 35: 289—297, 1936.
[17] Prokofyeva A. A., Morphologische Struktur der Chromosomen von Drosophila melanogaster, Zeit. Zellf. u. Mikr. Anat., 22, H. 2, 1935.
[18] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Observations on the structure of chromosomes in the salivary glands of Drosophila melanogaster, Bull. de l'Acad. Sci. U.R.S.S., Série biol., 2: 393—426 (Russian with English summary), 1937a.
[19] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., Inert region in the distal ends of chromosomes of Drosophila melanogaster, Ibid., 3: 719—724 (Russian with English summary), 1937b.

[20] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., The inert region in the subterminal part of the X-chromosome of Drosophila melanogaster, Ibid., 1:97—103 (Russian and English), 1938a.
[21] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., A study of simple breaks in the inert region of the X-chromosome of Drosophila melanogaster, Ibid., № 1, 1939b.
[22] Prokofyeva-Belgovskaya A. A., A study of breakages at the white locus in Drosophila melanogaster, Ibid., № 1, 1939c.
[23] Tiniakov G. G., The inert regions and general morphology of the chromosomes in the salivary gland cells of Drosophila melanogaster, Biol. Journ., 5:753—802 (Russian with English summary), 1936.

A. A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA. INERT REGIONS IN THE INNER PART OF THE X-CHROMOSOME OF DROSOPHILA MELANOGASTER

SUMMARY

1. The investigation has shown the presence of inert regions in seven sections of the X-chromosome: 2B; 3C3; 3C6; 4C3-7; 11A; 12EF; 15F; 19E3-4. Obviously these cases do not include all inert regions in the inner part of the X-chromosome.

2. The present investigation shows that all the inert regions found are represented in the salivary glands by chromosome sections including faint discs made up of chromiols.

3. The inert regions in the inner part of the X-chromosome being very short, their attraction to one another and to the chromocentral and distal inert regions proves as a rule insufficient for bending the chromosome and securing conjugation. Therefore we do not ordinary notice the inner inert regions in salivary glands. But when the relative positions of chromosome sections in the nucleus get changed and their conjugation becomes, as a result, easier, the sections carrying inner inert regions always intimately conjugate with other inert regions.

4. The presence of inert regions in the inner parts of the X-chromosome causes the sections in question to become „weak spots", as the breaks and bendings of chromosomes occur mostly in these spots. This feature is especially well expressed in sections 11A and 19E. Whether the breakability of chromonema in these regions is due to some specific mechanical properties of the chromonema of inert regions, or it is a result of a conflict of the forces of attraction in inert regions — is unknown.

5. The data of the present investigation suggest the idea that inversions and translocations involving the X-chromosome can be due to conjugation of inert regions of that chromosome inter se or with the inert regions of other chromosomes.

a) Inversions y^{3P}, sc^{8}, sc^{4}, sc^{s1}, sc^{L8} and others with the left break occurring near the loci y — ac — sc and the right one in the inert region of the proximal end, could presumably result from a conjugation of the inert regions 1A123 (the distal one) and 20EF, accompanied by a break in some point near the section involved in conjugation and by an exchange of the ends of the partners.

b) Inversions w^{m4} and rst^{3} could result from a conjugation of the inert region 3C3 with that of the section 20EF.

c) The X — IV translocations studied, namely: w^{m5} and $w^{m\ Med}$ can be regarded as a result of a conjugation of the inert region 3C3 with that of the IV chromosome, — 102F. I observed cases of such a conjugation in salivary gland nuclei in normal stocks.

d) Inversions B^{M1} and B^{M2} could result from a conjugation of the inert regions 15F and 20EF.

e) The left breaks of the C1B and δ49 inversions have occurred near the inert section 4C. It seems possible that the right breaks of these inversions have also occurred in inert regions.

6. Inert regions at the proximal and at the distal ends of the chromosome are, apparently, a primary feature of the structure of the chromosome. The nature of the inert regions of the inner part of the X-chromosome is, however, not clear. It is quite probable that their presence in the chromosome is a secondary phenomenon, resulting from inversions involving breaks in the proximal inert region. Having appeared in inner parts of the chromosome and having been established in the process of evolution they proved afterwards to be themselves a cause of further chromosome aberrations.

Recently inert regions have been discovered in the following sections of the X-chromosome: 4A (the left break of the ClB inversion), 11CD (near the right break of the δ49 inversion) 17A (exactly in the point of the right break of the ClB inversion), 7C, 8C and 9B.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

Е. В. ЭЛЛАДИ

НАСЛЕДОВАНИЕ ДЛИНЫ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА У ГИБРИДОВ ЛЬНА

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

Разнообразие по длине вегетационного периода

Продолжительность вегетационного периода является одной из наследственных особенностей льна, имеющих существенное значение для селекции как прядильных, так и масличных его форм. Амплитуда наследственной изменчивости этого признака у льна значительна. Само географическое распространение этой культуры представляет собой в значительной мере результат направляющего действия естественного отбора по скороспелости. Раннеспелые прядильные льны возделываются в северных, северо-восточных и северо-западных районах нашего Союза. У крайнего северного предела льняной культуры распространены ультраскороспелые формы. В южных странах ранние льны приурочены к горным областям Абиссинии и Закавказья. Раннеспелыми формами характеризуются страны, где лен сеется в зимний период — Индия и средиземноморские страны. Наиболее позднеспелые льны распространены в южных поливных районах Азии — в Кашгаре (Синь-Цзянь), Хорезме, Северном Афганистане.

Крайне позднеспелы при яровом посеве полуозимые стелющиеся формы Турции, Абхазии и Ленкорани. Среднеспелые формы льна возделываются в средних и южных широтах Европейской части СССР и в среднеазиатских республиках. За пределами Союза среднеспелые льны встречаются в Афганистане, Турции и Абиссинии.

Стадии

В отношении длительности отдельных стадий развития у льна имеются хорошо выраженные различия. Самую длинную стадию яровизации имеют полуозимые стелющиеся льны Турции и Советского Закавказья (Абхазия). В результате яровизации они дают ускорение цветения на 30—35 дней, совершенно изменяя при этом свой габитус, становятся прямостоячими, низкими, маловетвистыми, слабо облиственными, в отличие от стелющихся, более высоких, очень ветвистых и обильно облиственных неяровизированных растений. Длинная первая стадия и у полуозимых форм Азербайджана.

Прямую противоположность представляют долгунцы, у которых температурная стадия протекает очень быстро. У средиземноморских льнов длина стадии яровизации короткая и средняя. В средней степени реагируют на яровизацию льны Кашгара, Хорезма, Афганистана и среднеспелые формы Абиссинии. Ранние абиссинские льны почти не отзываются на яровизацию.

По световой стадии долгунцы выделяются, как формы, значительно задерживающие наступление цветения на коротком дне, что выявляется как в опытах с фотопериодом, так и при культуре их в условиях юга.

Промежуточное F_1. (Кубанская
Intermediate

Число дней от всходов до начала цветения	32—33	34—35	36—37	38—39	40—41	42—43	44—45	46—47	48—49	50—51
♀ Кашгар 3718	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Армения 1662	—	11	45	9	1	—	—	—	—	—
♀ Кашгар 3718 × ♂ Армения 1662	—	—	—	—	—	1	6	10	15	8
♀ Абиссиния 2465	—	—	—	3	4	5	5	—	—	—
♂ Кашгар 3718	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Абиссиния 2465 × ♂ Кашгар 3718	—	—	—	—	—	—	—	4	2	3
♀ Армения 1662*)	—	2	18	9	0	1	1	—	—	—
♂ Кашгар 3705*)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Армения 1662 × ♂ Кашгар 3705*)	—	—	—	—	—	—	3	3	2	2
♀ Армения 1662*)	—	2	36	1	—	—	—	—	—	—
♂ Хорезм 1578*)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Армения 1662 × ♂ Хорезм 1578*)	—	—	—	—	—	—	4	4	9	6
♀ Кашгар 3718	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Ярославский 4209	—	—	—	5	12	2	1	1	1	—
♀ Кашгар 3718 × ♂ Ярославский 4209	—	—	—	—	—	—	—	—	5	2
♀ Кашгар 3718	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Кашмир 3117	—	—	—	—	—	1	1	5	12	8
♀ Кашгар 3718 × ♂ Кашмир 3117	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
♀ Абиссиния 2465	—	—	—	—	2	14	18	3	1	—
♂ Хорезм 1578	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Абиссиния 2465 × ♂ Хорезм 1578	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
♀ Тулун 4161	—	—	—	3	7	5	19	7	—	—
♂ Кашгар 3726	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2
♀ Тулун 4161 × ♂ Кашгар 3726	—	—	—	—	—	1	1	13	21	4
♀ Абиссиния 2465	—	—	—	3	4	5	5	—	—	—
♂ Кашгар 3726	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
♀ Абиссиния 2465 × ♂ Кашгар 3726	—	—	—	—	—	4	9	10	5	0
♀ Армения 1662*)	—	1	30	15	1	1	2	—	—	—
♂ Кашмир 3113*)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Армения 1662 × ♂ Кашмир 3113*)	—	—	—	—	—	5	15	3	15	10
♀ Афганистан 1275	—	—	—	—	—	—	—	1	6	7
♂ Абиссиния 1193	4	24	4	—	—	—	—	—	—	—
♀ Афганистан 1275 × ♂ Абиссиния 1193	—	—	—	—	3	8	0	1	—	—
♀ Армения 1662*)	—	—	—	5	15	7	9	0	5	1
♂ Афганистан 1275*)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Армения 1662 × ♂ Афганистан 1275*)	—	—	—	—	—	3	6	3	9	17

Число зацветших растений

*) Комбинации, отмеченные значком *), высевались под сеткой, остальные — в полевых

станция ВИР'а, 1937 г.) Таблица 1
flowering in F_1

52—53	54—55	56—57	58—59	60—61	62—63	64—65	66—67	68—69	70—71	72—73	74—75	76—77	78—79	80—81	82—83	84—85	Всего растен.
—	—	—	—	2	10	9	15	14	—	—	—	—	—	—	—	—	50
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	66
6	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
—	—	—	—	2	10	9	15	14	—	—	—	—	—	—	—	—	50
7	13	11	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31
—	—	—	—	—	1	0	0	6	1	1	2	5	2	1	—	—	19
1	2	3	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	39
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23
4	1	1	1	1	0	1	—	—	3	4	0	1	5	3	6	1	32
—	—	1	0	6	1	8	0	4	1	—	—	—	—	—	—	—	21
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22
4	6	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21
—	—	1	0	5	3	14	9	4	1	2	—	—	—	—	—	—	39
—	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36
3	5	7	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	19
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41
—	1	1	2	2	5	3	2	5	2	—	—	—	—	—	—	—	23
6	16	13	7	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32
6	7	15	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
4	11	5	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30
1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50
—	—	—	8	6	2	2	9	4	—	—	—	—	—	—	—	—	31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	48
0	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42
—	—	—	—	2	1	3	10	0	1	0	1	3	—	—	—	—	21
4	1	1	1	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	46

условиях.

Короткая световая стадия у стелющихся полуозимых льнов Турции, Абхазии и Азербайджана. Очень коротка она у индийских льнов, почти одинаково быстро зацветающих на коротком и длинном дне. Непродолжительна вторая стадия и у большинства средиземноморских форм. Поздние кудряши Кашгара, Хорезма и Афганистана имеют длинную световую стадию.

Наследование вегетационного периода у гибридов

Изучение вегетационного периода у гибридов велось под руководством акад. Н. И. Вавилова на Кубанской станции ВИР в 1935—1937 гг. Часть комбинаций высевалась одновременно в оранжереях г. Пушкина. Как компоненты для скрещивания были взяты приведенные ниже 34 культурные формы и одна дикая, как представители 16 эколого-географических групп льна.

1. Закавказско-анатолийская влажная субтропическая группа, полуозимая, очень поздняя, с очень длинной температурной и сравнительно короткой световой стадией.

Абхазия 2936,[1] Турция 1693 и 2740.

2. Предгорная азербайджанская группа, полуозимая, несколько менее поздняя. Температурная стадия длинная, но несколько короче, чем у предыдущей группы, световая стадия короткая.

Азербайджан 2026 и 2036.

3. Горная Грузино-дагестанская группа, яровая, ранняя с короткими стадиями развития.

Армения 1662.

4. Горно-бадахшанская группа, яровая, среднеранняя, стадии короткие.

Таджикская ССР 439.

5. Среднеазиатская группа, яровая, поздняя, со средней температурной и длинной световой стадией.

Афганистан (Герат) 1260 и 1275 (Туркестанская провинция).

6. Хорезмская группа, яровая поздняя, с средней первой и длинной второй стадией.

Хорезм 1578.

7. Кашгарская группа, яровая поздняя. Первая стадия средняя, вторая длинная.

Кашгар (Синь-Цзянь) 3693, 3705, 3706, 3718 и 3726.

8. Кашмирская группа, яровая, среднепоздняя, стадии средние.

Кашмир 3113 и 3117.

9. Центрально-анатолийская группа, яровая среднепоздняя, со средними стадиями.

Центральная Турция 1684.

10. Долгунцовая группа, яровая, средняя по времени цветения, ранняя по созреванию. Первая стадия короткая, вторая — довольно длинная, но менее длинная, чем у 5, 6 и 7 группы.

Псковский 4174, Ярославский 4209, сорт Текстильщик Института льна, сорта Института растениеводства ДС 27 и ДС 36, Тулунский 4161.

11. Средиземноморская группа, яровая. Первая стадия средняя, вторая короткая.

Палестина 1991 и 2019.

12. Египетско-кипрская группа, яровая, стадии короткие.

Кипр 2082, Египет 265, Сицилия 2530.

13. Северо-индийская группа, яровая, очень ранняя, с короткими стадиями.

Индия 1179.

---

[1] Для каждой формы приведен номер по каталогу мировой коллекции льна Всесоюзного института растениеводства.

14. Абиссинская ксерофильная, яровая, очень ранняя, обе стадии короткие.

Абиссиния 1193 и 2155.

15. Абиссинская мезофильная группа, яровая, среднеспелая. Первая стадия среднекороткая, вторая — короткая.

Абиссиния 2175 и 2465.

16. Дикий узколистный лен L. dehiscens ssp. angustifolium Vav. et Ell. Полуозимый, поздний, с очень длинной температурной и короткой световой стадией.

Южная Франция 2549.

Выводы сделаны на основании изучения 200 гибридных комбинаций Наблюдения над гибридами F_1, F_2 и F_3 и родителями производились путем индивидуального этикетирования каждого растения с отметкой даты его цветения и созревания. Всего было заэтикетировано 60 тысяч растений по цветению и такое же число по созреванию.

Все комбинации высевались в яровом посеве.

На основании полученных таким образом данных установлено 4 случая наследования длины вегетационного периода в F_1:

1) промежуточное по цветению и созреванию F_1 отмечено для 51.5% от общего числа комбинаций F_1;

2) доминирование раннего цветения и раннеспелости наблюдалось у 35.5%;

3) более раннее по цветению и созреванию F_1, чем родители, у 11.3%

4) доминирование позднего цветения и позднеспелости у 1.7%.

Рассмотрим комбинации, подтверждающие эти положения.

Таблица 2

Промежуточное F_1 по созреванию (Кубанская станция ВИР'а, 1937 г.)

F_1 intermediate in time of ripening

F_1	Период созревания в днях от всходов	F_1	Период созревания в днях от всходов
♀ Кашгар 3718	86—95	♀ Абиссиния 2465	70—79
♂ Армения 1662	66—73	♂ Хорезм 1578	84—94
Кашгар 3718 × Армения 1662	77—84	Абиссиния 2465 × Хорезм 1578	83—91
♀ Абиссиния 2465	69—76	♀ Тулун 4161	65—72
♂ Кашгар 3718	86—97	♂ Кашгар 3726	82—90
Абиссиния 2465 × Кашгар 3718	79—86	Тулун 4161 × Кашгар 3726	74—79
♀ Армения 1662+)	68—79	♀ Абиссиния 2465	69—76
♂ Кашгар 3705+)	98—108	♂ Кашгар 3726	81—86
Армения 1662 × Кашгар 3705+)	79—91	Абиссиния 2465 × Кашгар 3726	73—81
♀ Армения 1662+)	71—77	♀ Армения 1662+)	73—84
♂ Хорезм 1578+)	95—121	♂ Кашмир 3113+)	91—111
Армения 1662 × Хорезм 1578+)	80—92	Армения 1662 × Кашмир 3113+)	78—93
♀ Кашгар 3718	85—93	♀ Афганистан 1275	79—83
♂ Ярославский 4209	66—72	♂ Абиссиния 1193	65—69
Кашгар 3718 × Ярославский 4209	75—82	Афганистан 1275 × Абиссиния 1193	73—80
♀ Кашгар 3718	85—91	♀ Армения 1662+)	75—85
♂ Кашмир 3117	77—83	♂ Афганистан 1275+)	93—115
Кашгар 3718 × Кашмир 3117	81—87	Армения 1662 × Афганистан 1275+)	81—100

+) Отмеченные +) комбинации высевались под сеткой, остальные в полевых условиях.

Таблица 3

Промежуточное F_1 (Кубанская станция ВИР'а, 1936 г.)
F_1 intermediate in time of flowering and ripening

	Период		F_1	Период	
	цветения в днях от всходов	созревания в днях от всходов		цветения в днях от всходов	созревания в днях от всходов
♀ Абиссиния 2155 +)	40—51	81— 88	♀ Тулун 4161	50—54	76—81
♂ Кашгар 3706 +)	63—69	94—104	♂ Кашмир 3117	56—66	96—101
Абиссиния 2155 × Кашгар 3706 +)	50—54	86— 89	Тулун 4161 × Кашмир 3117	51—60	84—94
♀ Абиссиния 2155 +)	44—47	79— 84	♀ Ярославский 4209 +)	54—64	80— 85
♂ Кашгар 3718 +)	79—90	107—111	♂ Палестина 1991 +)	42—46	86— 88
Абиссиния 2155 × Кашгар 3718 +)	55—63	89— 95	Ярославский 4209 × Палестина 1991 +)	48—53	84— 88
♀ Абиссиния 2155 +)	50—61	81— 90	♀ Ярославский 4209 +)	48—54	77— 80
♂ Хорезм 1578 +)	69—91	96—110	♂ Кашгар 3718 +)	69—85	98—115
Абиссиния 2155 × Хорезм 1578 +)	57—66	94— 99	Ярославский 4209 × Кашгар 3718 +)	51—60	84— 90
♀ Абиссиния 2155	37—41	75— 77	♀ Ярославский 4209 +)	54—65	80— 87
♂ Афганистан 1260	55—57	85— 91	♂ Афганистан 1275 +)	64—70	96—114
Абиссиния 2155 × Афганистан 1260	43—46	80— 81	Ярославский 4209 × Афганистан 1275 +)	58—69	85— 96
♀ Кашгар 3718 +)	84—96	—	♀ Армения 1662 +)	41—51	75— 83
♂ Абиссиния 2465 +)	54—65	—	♂ Афганистан 1275 +)	53—75	94—110
Кашгар 3718 × Абиссиния 2465 +)	65—72	—	Армения 1662 × Афганистан 1275 +)	49—54	88— 94
			♀ ДС 27	41—50	—
			♂ Палестина 2019	34—43	—
			ДС 27 × Палестина 2019	37—44	—

Таблица 4

Промежуточное F_1 (г. Пушкин. Оранжерея. 1937 г.)
F_1 intermediate in time of flowering

F_1	Период цветения в днях от всходов	F_1	Период цветения в днях от всходов
♀ Абиссиния 2155	52—54	♀ Абиссиния 1193	47—50
♂ Хорезм 1578	86—90	♂ ДС 36	70—83
Абиссиния 2155 × Хорезм 1578	61—75	Абиссиния 1193 × ДС 36	56—61
♀ Абиссиния 1193	47—54	♀ ДС 27	67—75
♂ Афганистан 1275	60—68	♂ Палестина 2019	45—47
Абиссиния 1193 × Афганистан 1275	55—60	ДС 27 × Палестина 2019	52—59
♀ Псков 4174	61—68	♀ ДС 27	64—70
♂ Хорезм 1578	81—94	♂ Центр. Турция 1684	53—55
Псков 4174 × Хорезм 1578	78—88	ДС 27 × Центр. Турция 1684	62—65

+) Отмеченные +) комбинации высевались под сеткой, остальные в полевых условиях.

Табл. 1—4 иллюстрируют случаи промежуточности F_1 по цветению и созреванию. В приведенных примерах в качестве родителей взяты формы из Хорезма, Кашгара, Афганистана и долгунцы, обладающие длинной световой стадией. В скрещиваниях коротко-стадийных ранних экотипов Абиссинии и Армении с предельно поздними с длинной световой стадией из Хорезма и Кашгара F_1 занимает резко промежуточное положение между родительскими формами, причем даже крайние варианты F_1 не дают захождения в пределы родительских форм. В остальных приведенных в таблицах комбинациях F_1 тоже определенно промежуточное. Несмотря на трансгрессию крайних вариантов, максимум цветения F_1 занимает определенно промежуточное положение между ♀ и ♂. Посев тех же комбинаций и реципрокных в оранжерее г. Пушкина дает такую же картину промежуточности F_1. (Ср. в табл. 1, 3 и 4 комбинации ♀ Абиссиния 2155 × ♂ Хорезм 1578; ♀ Афганистан (Туркестанская провинция) 1275 × ♂ Абиссиния 1193 и реципрокное: ♀ ДС 27 × ♂ Палестина 2019).

На Кубанской станции промежуточность F_1 проявляется как в полевых условиях, так и при посеве на делянках, изолированных сеткой.

Если F_1 по вегетационному периоду промежуточное, то оно и по своему габитусу также обычно занимает промежуточное положение между ♀ и ♂ или приближается по высоте и кустистости к более высокому и кустистому родителю, но не превышает его. Гетерозиса не наблюдалось.

Из просмотра в течение трех лет большого числа сочетаний отмечено, что в условиях Кубанской станции, в тех случаях, где один из родителей является представителем группы полуозимых льнов Турции, Абхазии или Азербайджана с длинной температурной стадией, в F_1 имеет место доминирование раннего цветения и раннеспелости. Действительно, из табл. 5, 6 и 8 видно, что даже при такой большой разнице по времени цветения между родителями, как 23—28 дней, поздние формы Абхазии и Турции дают в F_1 доминирование раннего цветения и раннеспелости при скрещивании с ранними формами, обладающими короткой температурной стадией. Следовательно, длинная первая стадия полуозимых форм Турции и Закавказья рецессивна. Доминирует короткая первая стадия другого компонента комбинации. Такое же доминирование раннего цветения и короткой температурной стадии проявляется в скрещиваниях дикого льна L. dehiscens ssp., angustifolium Vav. et Ell. с культурными льнами.

Однако при летнем июльском посеве на Кубанской станции, а также при посеве в феврале в оранжерее г. Пушкина эти же комбинации с длинностадийными полуозимыми формами проявляют в F_1 неполное доминирование короткой первой стадии, в результате чего F_1 отстает по цветению от раннего родителя. Повидимому, такая разница в поведении F_1 может быть объяснена тем, что необходимым условием полного доминирования короткой первой стадии является наличие низких температур при прохождении гибридами этой стадии, что и наблюдается при раннем весеннем севе на Кубанской станции. Будучи же высеяны летом на юге или весной в оранжерее, гибриды не получают необходимых для прохождения стадии яровизации низких температур.

Из прочих гибридных сочетаний доминирование короткого вегетационного периода было отмечено в комбинациях с льнами Кипра, Египта и Сицилии, имеющими короткие стадии (табл. 6 и 7).

Остальные эколого-географические группы льна дают доминирование раннего цветения и скороспелости, или слабо выраженную промежуточность F_1 со сдвигом в сторону раннего родителя тогда, когда для скрещиваний взяты близкие по вегетационному периоду и стадиям формы.

Значительно более раннее F_1, чем ♀ и ♂, наблюдалось в скрещиваниях с участием той же полуозимой группы льнов Абхазии, Турции и Азербайджана. Эффектные примеры этого явления приведены в табл. 9—11.

Доминирование раннего цветения в F_1

Dominance of early

Число дней от всходов до начала цветения		45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
♀ Тулун 4161	Число зацветших растений	—	2	0	0	3	3	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—
♂ Абхазия 2936		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Тулун 4161 × Абхазия 2936		5	4	1	0	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Абхазия 2936		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Абиссиния 2155		—	—	—	—	1	4	20	7	8	4	3	2	0	0	1	1
Абхазия 2936 × Абиссиния 2155		—	—	—	—	—	2	2	2	3	1	1	2	0	1	1	1

Доминирование раннего цветения в F_1

Dominance of early

Число дней от всходов до начала цветения		32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
♀ Афганистан 1275	Число зацветших растений	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	4
♂ Турция 1693		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Афганистан 1275 × Турция 1693		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	3	6	3	1
♀ Афганистан 1275		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	7
♂ Азербайджан 2036		—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	5	2	4	8	3
Афганистан 1275 × Азербайджан 2036		—	—	—	—	—	—	—	4	3	3	0	1	1	3	1
♀ Афганистан 1275		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
♂ Египет 265		—	—	—	—	7	12	6	1	1	1	—	—	—	—	—
Афганистан 1275 × Египет 265		—	—	2	5	1	2	1	0	0	1	—	—	—	—	—
♀ Кашгар 3718		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Абхазия 2936		—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2	2	9	8	5
Кашгар 3718 × Абхазия 2936		—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	5	10	7	3
♀ Абхазия 2936		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	0	3
♂ Индия 1179		—	—	—	1	8	16	4	0	3	0	0	1	—	—	—
Абхазия 2936 × Индия 1179		—	1	4	2	2	2	0	0	1	—	—	—	—	—	—
♀ Сицилия 2530		—	—	—	6	14	7	0	1	—	—	—	—	—	—	—
♂ Кашмир 3117		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5
Сицилия 2530 × Кашмир 3117		—	1	5	12	9	0	1	0	1	—	—	—	—	—	—
♀ Сицилия 2530 +)		—	—	—	—	—	5	12	3	1	0	2	0	2	—	—
♂ Текстильщик +)		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	0	4
Сицилия 2530 × Текстильщик +)		—	—	—	—	8	2	5	4	1	—	—	—	—	—	—
♀ Текстильщик +)		—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	2	0	4
♂ Кипр 2082 +)		—	—	1	3	6	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—
Текстильщик × Кипр 2082 +)		—	—	1	4	10	6	2	0	1	—	—	—	—	—	—
♀ Кипр 2082		12	7	4	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Кашмир 3117		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	2	4
Кипр 2082 × Кашмир 3117		—	2	9	4	3	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—

+) Комбинации, отмеченные +), высевались под сеткой, остальные в полевых условиях.

Таблица 5

(Кубанская станция ВИР'а, 1936 г.)

flowering in F_1

61	62	63	64	65	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	Всего растен.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	4	1	3	5	1	0	0	0	0	0	5	1	24
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	4	1	3	5	1	0	0	0	0	0	5	1	24
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	51
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16

Таблица 6

(Кубанская станция ВИР'а, 1937 г.)

flowering in F_1

47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	Всего растен.
5	0	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15
1	1	1	1	3	1	2	3	2	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	26
3	1	1	0	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30
0	0	0	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
2	2	1	1	1	3	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	16
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	3	3	3	3	5	10	5	3	2	41
1	6	1	2	0	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41
8	3	1	0	0	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	44
1	4	3	5	2	3	2	4	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28
0	5	0	0	0	8	0	0	1	0	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
1	1	0	0	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
1	1	0	0	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	24
0	6	3	3	0	1	1	0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18

Таблица 7

Доминирование раннеспелости в F_1 (Кубанская станция ВИР'а, 1937 г.)

Dominance of early ripening in F_1

F_1	Период созревания в днях от всходов	F_1	Период созревания в днях от всходов
♀ Афганистан 1275	80—84	♀ Абхазия 2936	71—78
♂ Турция 1693	82—90	♂ Индия 1179	71—77
Афганистан 1275 × Турция 1693	79—83	Абхазия 2936 × Индия 1179	63—69
♀ Афганистан 1275	77—83	♀ Сицилия 2530	73—79
♂ Азербайджан 2036	69—80	♂ Кашмир 3117	77—82
Афганистан 1275 × Азербайджан 2036	71—82	Сицилия 2530 × Кашмир 3117	70—76
♀ Афганистан 1275	80—86	♀ Сицилия 2530 +)	79—90
♂ Египет 265	71—79	♂ Текстильщик +)	70—78
Афганистан 1275 × Египет 265	67—77	Сицилия 2530 × Текстильщик +)	71—78
♀ Кашгар 3718	85—93	♀ Текстильщик +)	70—78
♂ Абхазия 2936	67—78	♂ Кипр 2082 +)	77—78
Кашгар 3718 × Абхазия 2936	72—80	Текстильщих × Кипр 2082 +)	71—73

Таблица 8

Доминирование раннего цветения и раннеспелости в F_1 (Кубанская станция ВИР'а, 1936 г.)

Dominance of early flowering and ripening in F_1

F_1	Период цветения в днях от всходов	Период созревания в днях от всходов	F_1	Период цветения в днях от всходов	Период созревания в днях от всходов
♀ Абиссиния 2155	49—60	81— 90	♀ Абхазия 2936	72—87	90—97
♂ Турция 2740	77—93	99—114	♂ Абиссиния 2155	49—60	72—81
Абиссиния 2155 × Турция 2740	50—57	81— 86	Абхазия 2936 × Абиссиния 2155	50—60	73—87
♀ Абиссиния 2465	73—78	95—106	♀ Сицилия 2530	40—44	74—84
♂ Абхазия 2936	77—89	100—109	♂ Азербайджан 2026	55—64	86—99
Абиссиния 2465 × Абхазия 2936	71—74	95—104	Сицилия 2530 × Азербайджан 2026	40—45	74—81
♀ Тулун 4161	46—53	75— 78	♀ Ssp. angustifolium 2549	63—65	—
♂ Абхазия 2936	72—87	90— 97	♂ Абхазия 2936	53—60	—
Тулун 4161 × Абхазия 2936	45—51	72— 78	Ssp. angustifolium 2549 × × Абхазия 2936	55—57	—

+) Комбинации, отмеченные +), высевались под сеткой, остальные в полевых условиях.

От скрещивания двух поздних форм ♀ Кашгар 3718 × ♂ Турция 2740 и ♀ Турция 2740 × ♂ Хорезм 1578 получилось более раннее F_1, опередившее родительские формы на 11—13 дней по цветению. Такое же ускорение имеет место и по времени созревания. По теории Т. Д. Лысенко здесь происходит перекомбинация стадий. Короткая первая стадия одного родителя, сочетаясь с короткой второй стадией полуозимой формы, дает эффект раннего цветения F_1.

Доминирование позднего цветения и позднеспелости — явление очень редкое. Оно было отмечено для следующих комбинаций:

♀ Тулун 4161 × ♂ Абиссиния 2155 (табл. 12).
♀ Ярославский 4209 × ♂ Афганистан 1275 (табл. 12).
♀ Афганистан 1260 × ♂ Тулун 4161 (табл. 12).

В последней комбинации F_1 по созреванию промежуточное.

Сравнение F_1, F_2 и F_3 по вегетационному периоду

Ввиду того что для ускоренной селекции большое практическое значение имела бы возможность производить оценку комбинаций по F_1, не дожидаясь получения F_2, одной из целей работы ставилось выяснение вопроса, можно ли по F_1 предусмотреть характер расщепления в F_2.

Для этой цели F_1 и F_2 одной и той же комбинации высевалось рядом на смежных делянках в одинаковых условиях. Цветение и созревание отмечались этикетированием каждого растения F_1 и F_2.

В табл. 13 приведены данные 1937 г. по цветению. В первых трех комбинациях этой таблицы в F_1 доминирует раннее цветение. Сравнивая F_1 с F_2, мы видим, что в F_2 также большинство растений идет по раннему родителю или даже опережает его.

То же самое было обнаружено наблюдениями 1935 и 1936 гг., как показывают данные табл. 14.

Число растений, цветущих одновременно с ранней родительской формой или ее опережающих, составляло 65.3—92.9% от общего числа растений F_2. Резкое преобладание ранних форм в F_2.

Другое соотношение имеет место в тех скрещиваниях, где F_1 промежуточное по вегетационному периоду. Здесь преобладающая масса растений F_2 также промежуточная. Это наглядно показывают следующие комбинации табл. 13: ♀ Армения 1662 × ♂ Афганистан 1260; ♀ Кашгар 3718 × ♂ Абиссиния 2465; ♀ Абиссиния 2155 × ♂ Кашгар 3706; ♀ Армения 1662 × ♂ Кашгар 3693; ♀ Ярославский 4209 × ♂ Кашгар 3718; ♀ Ярославский 4209 × ♂ Хорезм 1578. Отношение числа промежуточных растений F_2 к общему числу растений комбинации вычислено в табл. 15, оно доходит до 85.6%.

При доминировании позднего цветения в F_1 основная масса растений F_2 идет по позднему родителю или является промежуточной. Это наблюдалось в следующих двух комбинациях F_2.

В F_2 ♀ Афганистан 1260 × ♂ Тулун 4161 из общего числа 96 растений — 83, т. е. 86.5%, сдвинуты в сторону поздней родительской формы, и притом часть из них еще более поздняя. Поздние и промежуточные формы преобладают и в F_2 скрещивания ♀ Ярославский 4209 × ♂ Афганистан 1275.

Сопоставление F_1 и F_2 в одинаковых условиях в течение трех лет дало возможность выявить еще одну закономерность. Именно, в F_2 обычно выщепляются формы более ранние, чем F_1. Выхождение F_1 за ранний предел F_1 доходило до 10—12 дней по цветению и до 7—8 дней по созреванию. Количество растений F_2, опередивших F_1, составляло до 38% от общего числа растений комбинации (табл. 16). Ранние выщепенцы обычно представляют собой совершенно нормально развитые растения.

Так, на основании сравнения F_1 и F_2 по длине вегетационного периода

F_1 более раннее, чем родительские формы
F_1 earlier than

Число дней от всходов до начала цветения		48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
♀ Каштар 3718	Число зацветших растений	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
♂ Турция 2740		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	0	2	0
Каштар 3718 × Турция 2740		1	5	0	0	4	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Кашмир 3117		—	—	—	—	—	—	1	1	0	1	1	1	1	—	—	—	—
♂ Абхазия 2936		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0	1	5	0
Кашмир 3117 × Абхазия 2936		—	2	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♀ Турция 2740 [+]		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Хорезм 1578 [+]		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Турция 2740 × Хорезм 1578 [+]		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	0	3	1

Таблица 10

F_1 (Кубанская станция ВИР'а, 1937 г.)

Число дней от всходов до начала цветения		35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
♀ Абхазия 2936	Число зацветших растений	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Таджикистан 439		—	—	—	—	—	4	4	3	2	3	2
Абхазия 2936 × Таджикистан 439		2	7	4	1	1	0	2	—	—	—	—

Число дней от всходов до начала цветения		46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	Всего растен.
♀ Абхазия 2936	Число зацветших растений	—	2	1	1	1	5	0	3	1	4	18
♂ Таджикистан 439		0	0	2	—	—	—	—	—	—	—	20
Абхазия 2936 × Таджикистан 439		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17

в одинаковых условиях произрастания, можно сделать заключение, что большинство растений F_2 повторяет F_1; однако наряду с этим выщепляются формы более ранние, чем F_1. В разных комбинациях степень выщепления ранних форм различная. С этой закономерностью необходимо считаться при браковке комбинаций.

Для того чтобы проследить характер наследования вегетационного периода в F_3, последнее высевалось одновременно с соответствующими F_1 и F_2. Имеются индивидуальные наблюдения за два года. За недостатком места приводятся в статье результаты только по одной комбинации (табл. 17).

В F_3 происходит дальнейшее выщепление более ранних форм, чем F_1 и F_2. В приведенной комбинации ♀ Хорезм 1578 × ♂ Абхазия 2936 оно наблюдается в 29 семьях из общего числа 36. Выделяется ряд очень ранних семей, в которых большинство растений — от 51 до 86% — обгоняет F_1 по цветению (семьи 1, 3—9, 11 и 14). Кроме того, многие семьи частично выходят за ранний предел F_2. То же самое происходит и по созреванию. Аналогичную картину дают другие комбинации F_3. Следовательно, F_1 не является пределом раннеспелости комбинации, так как в следующих поколениях имеет место выщепление более ранних форм. Отбирая крайние ранние варианты, можно получить сдвиг комбинации в сторону раннеспелости. Комбинации, в которых участвуют представители полуозимой

[+] Комбинации высевались под сеткой, остальные в полевых условиях.

Таблица 9

(Кубанская станция ВИР'а, 1936 г.)
either parental form

65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	Всего растен.
1	1	4	10	6	5	0	2	0	0	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33
0	2	0	1	5	3	2	6	2	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
0	3	0	2	0	1	1	0	0	1	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	1	0	0	0	0	4	1	1	0	0	3	5	0	0	1	20
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	7	3	4	2	1	0	0	0	0	0	0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	21
1	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13

Таблица 11

F_1 более раннеспелое, чем родительские формы
F_1 earlier than either parental form

F_1	Период созревания в днях от всходов
(Кубанская станция ВИР'а, 1936 г.)	
♀ Кашгар 3718	91— 98
♂ Турция 2740	91— 98
Кашгар 3718 × Турция 2740	81— 85
♀ Кашмир 3117	54— 60
♂ Абхазия 2936	60— 77
Кашмир 3117 × Абхазия 2936	49— 52
♀ Турция 2740	99—114
♂ Хорезм 1578	96—110
Турция 2740 × Хорезм 1578	90— 99
(Кубанская станция ВИР'а, 1937 г.)	
♀ Абхазия 2936	72— 78
♂ Таджикистан 439	72— 79
Абхазия 2936 × Таджикистан 439	67— 72

Таблица 12

Доминирование в F_1 позднего цветения и позднеспелости (Кубанская станция ВИР'а, 1936 и 1937 гг.)
Dominance of late flowering and ripening in F_1

1936 год			1937 год		
	Период			Период	
	цветения в днях от всходов	созревания в днях от всходов	F_1	цветения в днях от всходов	созревания в днях от всходов
♀ Тулун 4161	54—65	78—85	♀ Ярославский 4209	48—67	74—90
♂ Абиссиния 2155	44—50	78—83	♂ Афганистан 1275	57—66	88—97
Тулун 4161 × Абиссиния 2155	54—63	82—90	Ярославский 4209 × Афганистан 1275	59—69	83—96
			♀ Афганистан 1260	66—74	96—106
			♂ Тулун 4161	54—71	81—94
			Афганистан 1260 × Тулун 4161	65—76	88—99

Цветение F_1 и F_2 (Кубанская
Flowering

№№ комбинаций	Число дней от всходов до начала цветения		34—35	36—37	38—39	40—41	42—43	44—45	46—47	48—49	50—51	52—53	54—55	56—57
1	♀ Абиссиния 2155	Число зацветших растений	—	—	—	4	28	25	7	1	1	—	—	—
	♂ Турция 2740		—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	4
	F_1		—	—	—	4	6	3	4	1	2	0	1	—
	F_2		—	4	39	29	21	21	9	3	6	9	3	2
2	♀ Хорезм 1578		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	♂ Турция 2740		—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	0
	F_1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	4	6
	F_2		—	—	—	—	2	2	7	4	17	12	20	13
3	♀ Армения 1662		—	—	—	2	26	37	6	1	2	—	—	—
	♂ Азербайджан 2026		—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	2	5
	F_1		—	—	—	1	2	10	1	0	1	—	—	—
	F_2		—	1	1	9	18	37	9	27	23	17	6	3
4	♀ Армения 1662		—	—	—	3	19	36	6	2	0	1	1	—
	♂ Афганистан 1260		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	7
	F_2		—	—	—	—	—	—	—	4	2	2	5	8
5	♀ Кашгар 3718		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	♂ Абиссиния 2465		—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	1	9
	F_1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_2		—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	1	2
6	♀ Абиссиния 2155		—	—	—	4	28	25	7	1	1	—	—	—
	♂ Кашгар 3706		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_1		—	—	—	—	—	—	—	2	13	19	11	4
	F_2		—	—	—	—	—	6	22	32	38	47	48	31
7	♀ Армения 1662		1	41	13	4	—	—	—	—	—	—	—	—
	♂ Кашгар 3693		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_1		—	—	—	—	—	1	3	12	14	7	5	3
	F_2		—	—	3	10	15	17	12	13	14	14	7	8
8	♀ Ярославский 4209		—	—	—	—	—	—	—	1	2	9	13	15
	♂ Кашгар 3718		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_2		—	—	—	—	—	—	—	2	2	3	9	5
9	♀ Ярославский 4209		—	—	—	—	—	—	—	1	2	9	13	15
	♂ Хорезм 1578		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	F_2		—	—	—	—	—	—	—	2	1	4	3	7

Таблица 14

Комбинации F_2	F_1	Всего растений F_2	Число растений, цветущих одновременно с ранним родителем или более ранних	То же в % к общему числу растений
1937 г.				
♀ Абиссиния 2155 × ♂ Турция 2740	Доминирует раннее цветение	153	132	86.3
♀ Хорезм 1578 × ♂ Турция 2740		156	145	92.9
♀ Армения 1662 × ♂ Азербайджан 2026		171	112	65.3
1936 г.				
♀ Абиссиния 2155 × ♂ Абхазия 2936		195	154	79.0
♀ Армения 1662 × ♂ Абхазия 2936		94	62	65.9
♀ Абиссиния 2155 × ♂ Азербайджан 2026		292	220	75.3
1935 г.				
♀ Абхазия 2936 × ♂ Абиссиния 2175		394	312	79.1
♀ Абхазия 2936 × ♂ Псков 4174		396	349	88.1

Таблица 13

станция ВИР'а, 1937 г.)
of F_1 and F_2

58—59	60—61	62—63	64—65	66—67	68—69	70—71	72—73	74—75	76—77	78—79	80—81	82—83	84—85	86—87	88—89	90—91	92—93	Всего растен.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	66
8	10	7	9	8	6	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21
1	1	2	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	153
—	—	—	—	—	—	1	0	0	0	9	3	17	5	0	6	3	—	44
6	9	9	9	9	12	8	1	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	68
7	14	9	11	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	58
16	9	11	6	9	13	7	4	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	156
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74
1	11	19	2	3	4	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14
3	2	13	1	1	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	171
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68
—	—	—	—	1	10	7	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	22
9	12	9	10	5	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	63
6	21	17	20	18	10	25	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	144
—	—	—	—	—	—	—	3	2	3	6	7	22	16	9	2	0	1	71
19	27	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68
—	—	6	14	34	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	64
8	13	24	30	47	38	10	5	4	2	0	0	3	—	—	—	—	—	188
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	66
—	—	—	1	9	32	14	5	0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	63
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56
14	25	10	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	280
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	59
2	6	2	4	14	12	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	46
3	6	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	125
14	17	1	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	79
—	—	—	—	—	3	1	5	3	1	2	3	10	3	1	—	—	—	32
2	3	3	2	2	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
12	26	22	21	31	25	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	162
14	17	1	4	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	79
—	—	—	—	—	1	8	15	21	13	4	5	1	3	1	1	—	—	73
—	3	17	23	17	5	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	66
14	22	33	24	24	20	13	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	172

Таблица 15

Комбинации F_2	F_1	Всего растений F_2	Число растений, промежуточных по цветению	То же в % к общему числу растений
1937 г.				
♀ Армения 1662 × ♂ Афганистан 1260	Промежуточное	144	87	60.4
♀ Кашгар 3718 × ♂ Абиссиния 2465		188	129	68.6
♀ Абиссиния 2155 × ♂ Кашгар 3706		280	218	77.8
♀ Армения 1662 × ♂ Кашгар 3693		125	107	85.6
♀ Ярославский 4209 × ♂ Кашгар 3718		162	122	75.3
♀ Ярославский 4209 × ♂ Хорезм 1578		72	133	77.3
1936 г.				
♀ Абиссиния 2155 × ♂ Хорезм 1578		180	104	57.8
♀ Армения 1662 × ♂ Афганистан 1275		506	429	84.8
♀ Ярославский 4209 × ♂ Армения 1662		144	99	68.8

Таблица 16

Число растений F_2, опередивших F_1 по цветению, в %

♀ 1936 г. ♂	%	Число дней	♀ 1937 г. ♂	%	Число дней
Тулун 4161 × Кашгар 3718 . . .	15.3	до 7	Абиссиния 2155 × Турция 2740 .	28.1	до 3
Хорезм 1578 × Абхазия 2936 . . .	38.2	до 7	Абиссиния 2155 × Кашгар 3706 .	10.0	до 3
Афганистан 1260 × Абхазия 2936	26.3	до 5	Хорезм 1578 × Турция 2740 . . .	9.6	до 10
Абхазия 2936 × Кашгар 3726 . .	36.0	до 10	Кашгар 3718 × Абиссиния 2465 .	13.2	до 11
Ярославский 4209 × Армения 1662	28.2	до 4	Армения 1662 × Афганистан 1260	5.6	до 5
Ярославский 4209 × Азербайджан 2026	33.7	до 6	Армения 1662 × Кашгар 3693 . .	15.2	до 5
Ярославский 4209 × Абхазия 2936	20.2	до 4	Армения 1662 × Азербайджан 2026	5.8	до 3
			Ярославский 4209 × Кашгар 3718	14.8	до 10
			Ярославский 4209 × Хорезм 1578	21.5	до 12
			Ярославский 4209 × Афганистан 1275	21.7	до 7
			Афганистан 1260 × Тулун 4161 .	10.0	до 6

Сопоставление F_1, F_2 и F_3

Flowering in

Число дней от всходов до начала цветения	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
♀ Хорезм 1578	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
♂ Абхазия 2936	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	3	12	9	0	12	10	12	4	8	3	7
F_1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	2	4	0	3	4	1	1	0	0	1
F_2	—	—	—	—	6	6	8	22	22	13	8	16	16	0	8	17	7	25	13	12	4
Семьи F_3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	2	15	23	13	6	6	3	4	0	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—
2	—	—	—	1	0	7	12	14	13	19	18	4	5	3	8	2	1	—	—	—	—
3	—	—	—	—	7	8	6	13	1	0	1	2	4	2	2	2	0	1	0	1	—
4	—	2	5	3	4	5	0	4	1	2	2	1	0	2	0	2	0	0	1	—	—
5	—	—	—	1	4	10	8	6	2	2	2	1	4	3	1	0	0	0	1	0	1
6	—	—	2	2	6	8	9	5	3	3	6	4	2	0	1	2	1	0	1	0	0
7	—	—	1	6	10	18	20	11	0	5	5	0	4	1	2	1	—	—	—	—	—
8	—	—	—	—	4	8	14	12	11	4	4	2	0	4	0	5	1	4	0	1	—
9	—	4	5	8	9	7	3	2	2	8	3	5	0	9	2	0	6	1	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	2	0	2	3	0	4	13	6	2	6	9	12	0	7	0
11	1	3	3	6	7	2	3	0	0	1	1	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—
12	—	—	—	—	4	4	2	10	5	8	3	6	5	4	3	3	3	3	0	5	2
13	—	—	—	—	—	5	10	13	16	11	6	9	10	8	3	6	8	1	1	4	2
14	1	3	5	4	10	9	4	0	2	2	1	5	1	1	0	0	5	0	0	1	
15	—	—	2	0	3	4	5	2	3	4	6	6	3	4	1	0	5	4	1	1	
16	—	—	—	—	—	2	5	3	11	2	7	5	4	3	6	3	6	0	0	2	1
17	—	—	—	1	1	1	4	3	8	5	3	7	4	3	7	10	6	1	9	7	2
18	—	—	—	—	—	—	—	1	2	4	2	4	4	4	5	5	1	4	0	5	3
19	—	—	—	—	—	—	—	2	1	3	3	5	4	1	3	4	2	4	1	6	2
20	—	—	—	—	—	—	4	2	5	3	13	22	11	6	8	13	6	2	15	6	2
21	—	—	—	3	4	10	9	6	10	6	5	4	2	4	1	2	0	0	1	0	0
22	—	—	—	—	1	0	0	0	0	0	1	2	2	4	2	3	3	0	8	2	1
23	—	1	1	3	2	10	11	10	4	8	10	4	1	2	2	1	0	2	2	0	1
24	—	—	—	—	—	1	0	1	3	0	0	0	1	0	2	1	0	6	0	1	2
25	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0	7	8	6	5	5	0	9	0	1	2
26	—	—	—	—	—	1	0	1	4	5	3	8	4	11	5	8	1	13	4	3	4
27	—	—	—	—	—	1	2	0	0	1	2	0	1	1	1	2	0	0	3	0	0
28	—	—	—	—	—	1	1	0	3	4	2	11	2	5	4	8	2	4	1	0	2
29	—	—	—	—	—	1	2	0	0	2	3	2	2	10	4	6	0	15	3	2	4
30	—	—	—	—	—	—	—	1	2	9	6	7	12	8	14	11	6	1	12	2	1
31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	0	2	1	0	0	1	0	2	1
32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0	0
33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0	0	0
34	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	0	0	14	0	3	5
35	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	3	0	11	0	4	0
36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Число растений с цветами

группы льнов Турции и Закавказья с длинной температурной стадией, проявляют в F_3 преобладание ранних форм сравнительно с комбинациями с промежуточным характером F_1, F_2 и F_3.

Выводы

1. Доминирование раннего цветения в F_1 — только один из возможных случаев наследования длины вегетационного периода.

2. В F_1 возможны 4 случая наследования: 1) доминирование раннего цветения и раннеспелости; 2) более раннее F_1, чем родительские формы; 3) промежуточное F_1; 4) доминирование позднего цветения и позднеспелости.

3. Представители эколого-географических групп с длинной световой стадией—Хорезм, Кашгар, Сев. Афганистан, отчасти долгунцы—дают промежуточное по длине вегетационного периода F_1 в скрещиваниях с другими яровыми формами с более короткой 2-й стадией.

Таблица 17

по времени цветения, 1937 г.
F_1, F_2 and F_3

55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	Всего растений
—	1	0	0	0	0	2	1	8	7	10	8	8	6	8	3	7	5	3	3	—	—	—	80
4	1	2	1	3	3	0	4	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	105
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
2	5	3	4	6	3	2	0	3	1	2	1	1	2	2	2	—	—	—	—	—	—	—	242
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	75
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	107
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	46
2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	57
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	84
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74
2	5	4	4	3	1	2	0	2	3	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	97
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31
0	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	74
0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	114
1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	58
6	0	4	0	5	1	2	1	1	0	2	2	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	83
0	2	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	63
2	9	3	7	0	4	1	0	3	4	2	3	6	2	0	3	—	—	—	—	—	—	—	131
1	4	3	1	4	1	2	1	1	4	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	71
0	2	5	0	1	1	4	0	1	1	0	1	0	4	0	0	1	0	1	—	—	—	—	63
11	9	5	8	1	19	2	3	6	6	4	4	7	2	1	1	2	2	2	1	—	—	—	214
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68
1	5	4	3	0	5	1	0	5	1	2	1	3	0	4	1	1	0	0	1	1	1	—	69
1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	77
2	1	5	0	2	0	2	1	0	2	1	2	0	0	2	2	1	1	0	1	—	—	—	43
9	0	2	1	5	0	3	2	0	8	3	5	2	4	1	0	1	1	0	0	1	—	—	93
10	4	13	0	12	1	6	1	2	5	3	6	6	1	4	0	0	1	3	—	—	—	—	153
0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18
8	2	3	0	6	0	3	0	1	1	0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	76
11	7	10	3	23	2	2	9	3	2	13	6	1	5	4	0	2	1	1	1	—	—	—	132
1	3	0	1	2	0	0	2	2	1	0	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	106
1	1	3	0	5	1	0	2	3	1	1	2	4	1	1	2	1	1	0	2	—	—	—	40
2	3	1	4	3	0	2	0	0	1	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	2	—	—	24
2	5	4	10	5	8	8	4	8	7	4	6	3	6	4	4	5	0	3	1	6	1	1	107
12	4	9	3	12	3	4	2	3	3	4	3	3	3	3	2	2	0	2	0	0	1	—	103
3	2	5	3	4	0	0	1	1	3	0	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45
2	2	0	3	1	3	1	9	12	2	2	10	9	11	8	13	6	2	0	2	3	3	3	108

4. Стелющиеся льны Турции и Закавказья, а также дикий узколистный лен — ssp. angustifolium Vav. et Ell., имеющие длинную температурную стадию, дают доминирование короткого вегетационного периода и короткой первой стадии в F_1 при условии наличия низких температур при прохождении первой стадии.

5. Эта же группа может давать и значительно более раннее F_1, чем родительские формы в скрещиваниях с поздними яровыми формами (Хорезм, Кашгар) благодаря доминированию коротких стадий.

6. F_1 определяет характер вегетационного периода большинства растений F_2. Наряду с этим однако в F_2 происходит выщепление более ранних форм, чем F_1.

7. В F_3 идет дальнейшее выщепление ранних форм, опережающих F_1 и F_2.

Всесоюзный институт растениеводства

Поступило
1. IV. 1938.

K. V. ELLADI. INHERITANCE OF LENGTH OF VEGETATIVE PERIOD IN FLAX HYBRIDS

SUMMARY

The data presented in this study on the inheritance of length of vegetative period in flax were obtained by means of individual observations of hybrids between various ecologico-geographical groups of flax differing in length of vegetative period and stages of development. Four types of inheritance were established in F_1: (1) intermediate type — in 51.5% of the total number of F_1 combinations; (2) type in which early flowering and ripening are dominant — in 35.5%; (3) type earlier than parental forms — in 11.3%; (4) type in which late flowering and ripening are dominant — in 1.7%.

Khiva, Kashgar, and Afghanistan seed flaxes, and also fiber flaxes of the U.S.S.R., have a long light stage; when they are crossed with forms having a shorter light stage, the F_1 is clearly intermediate as regards length of vegetative period.

The prostrate flaxes of Turkey and Transcaucasia and also the wild Linum dehiscens ssp. angustifolium Vav. a. Ell., having a long vernalization stage, gave in crosses with other forms, when grown under conditions of low temperature during this stage, an F_1 showing dominance of a short vegetative period and a short vernalization stage, even when the parental forms differed markedly as regards time of flowering and ripening. This group of flaxes when crossed with late spring forms from Khiva and Kashgar may also give an F_1 considerably earlier than either parental forms.

This may be explained by the fact that the F_1 inherits from the spring form a short vernalization stage and from the winter form a short light stage. In crosses between forms differing but slightly in length of stages and vegetative period the shorter period is dominant.

On the basis of a comparison of F_1 and F_2 sown at the same time under like conditions, it was established that, when the F_1 is intermediate as regards flowering and ripening, the majority of the F_2 plants are also intermediate. If in F_1 the short vegetative period is dominant, in F_2 early forms predominate; moreover, in F_2 there are usually observed earlier forms than in F_1, some plants flowering as much as 10-12 days earlier. In F_3 there takes place segregation of still earlier forms, exceeding the limits set by F_1 and F_2.

The regularities we have established in the inheritance of length of vegetative period are graphically presented in numerous tables in the Russian text. In these tables are given the daily records, for the hybrids and the parental forms, of the number of plants beginning to flower. The vegetative period is given in days from sprouting to flowering.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

В. А. МЕЙЕН

К ВОПРОСУ О ГОДОВОМ ЦИКЛЕ ИЗМЕНЕНИЙ ЯИЧНИКОВ КОСТИСТЫХ РЫБ

Представлено почетным академиком Н. М. Кыповичем

Изменение половых желез рыб в течение года и всего их жизненного цикла имеет очень большой практический и теоретический интерес. Особенно большое значение приобретает знакомство с циклами изменений гонад рыб для решения ряда основных проблем их биологии. Например, решение всех вопросов, связанных с размножением рыб, так или иначе зависит от наличия точных данных о процессах созревания половых продуктов, времени и условиях их выбрасывания и т. д. Не меньшее значение имеет знание циклических изменений гонад рыб для разработки вопросов плодовитости, миграций и т. п.

Имеется полное основание ожидать, что и остальные моменты биологии рыб, которые не являются непосредственным следствием половых процессов, например, питание, дыхание, рост и т. д., в той или иной степени связаны с половой деятельностью. Достаточно указать на зависимость между скоростью роста рыб и стадиями зрелости гонад, особенностями пищевого режима и состоянием половых желез (например, непринятие пищи целым рядом проходных рыб во время хода на нерестилища) и т. д. Отсюда следует, что решение ряда основных ихтиологических и научно-промысловых проблем, как, например, определение размеров запасов рыб и установление контингентов вылова, изучение миграций, установление промысловой меры на рыбу и т. д., не может быть получено без знания полового цикла рыб.

Таким образом, имеются серьезные основания утверждать, что большинство основных проблем биологии рыб, имеющих первостепенное промысловое значение, связано с половым циклом последних. Больше того, можно сказать, что в известной степени половой цикл определяет поведение рыб.

Казалось бы, что такое важное значение полового цикла рыб в их биологии должно было вызвать самое подробное и обстоятельное его изучение. Однако в действительности этому вопросу уделялось вплоть до последнего времени крайне незначительное внимание.

В научно-промысловой литературе работы, посвященные половому циклу рыб, относятся, с одной стороны, к определению так называемой плодовитости рыб, т. е. к счету более или менее зрелых икринок в яичнике, причем надо попутно отметить, что методика счета остается мало разработанной, а с другой — к составлению „шкал зрелости". Последние сводятся к описанию, на основании макроскопических признаков, половых желез на различных стадиях зрелости. Необходимо особенно подчеркнуть, что при этом почти не уделялось внимания сопоставлению стадий зрелости с определенными периодами года и жизненного цикла рыб. Самая

методика описания этих стадий отличается значительной произвольностью, и весьма часто в качестве критериев зрелости гонад берутся малопоказательные и ненадежные признаки.

Кроме научно-промысловых работ, половым железам рыб посвящено довольно большое количество трудов в эмбриологической, гистологической и сравнительно-анатомической литературах.

В гистологических и эмбриологических работах, а тем более в сравнительно-анатомических, почти не учитывался элемент времени, т. е. зависимости того или иного состояния половых желез от времени года, а, следовательно, и от определенных периодов биологического цикла рыб.

Еще меньше уделялось внимания вопросу согласования гистологического изучения гонад с имеющимися научно-промысловыми шкалами зрелости и данными по биологии рыб, в частности по миграциям последних. Между тем разрешение проблемы полового цикла рыб возможно только при параллельном применении гистологической и эмбриологической методики, точного макроскопического описания и сопоставления с определенными биологическими моментами жизни рыб, связанными с сезонными явлениями. Само собой разумеется, что большое, если не главное, внимание должно быть обращено на физиологию полового цикла рыб, но до настоящего времени в этом отношении точные данные почти совсем отсутствуют.

В изучении полового цикла рыб особенно большое значение имеет вопрос о созревании половых продуктов.

В последнем надо различать следующие два процесса:

1) Первое достижение половозрелости рыбами, начиная от закладки первичных зачатковых клеток и кончая образованием зрелых половых продуктов.

2) Созревание половых продуктов в течение определенного периода жизни рыб после достижения ими половозрелости; этот процесс повторяется в большинстве случаев несколько раз.

Первый процесс распадается на несколько этапов. В основном, их можно разделить на два периода:

1. Развитие половых элементов от первичных зачатковых клеток до овогоний в яичниках и сперматогоний в семенниках.

2. Превращение овогоний и сперматогоний в гонадах в зрелые половые продукты. Этот процесс продолжается в течение очень различных сроков, в зависимости от возраста достижения рыбой половозрелости, т. е. от 10—12 месяцев (некоторые бычки) до 16—18 лет (белуга).

Различные стадии первого процесса протекают в очень различные сроки.

Второй процесс характеризуется тем, что после первого достижения половозрелости в гонадах рыб происходит периодическое выделение определенной порции половых продуктов, претерпевающих длинный и сложный путь развития от овогоний и сперматогоний до зрелых икры и сперматозоидов.

Это характерно для большинства рыб, хотя имеются виды и с однократным икрометанием, т. е. с полным отсутствием второго процесса. При наличии многократного икрометания характерно периодическое развитие определенной порции половых продуктов от самых ранних стадий (овогоний и сперматогоний) до зрелых икры и сперматозоидов. Таким образом, происходит периодическое, в течение всей жизни рыбы, появление новых генераций овогоний и сперматогоний. Эта способность производить периодически новые поколения овогоний в течение всей жизни отличает рыб от высших позвоночных.

В зависимости от того, как происходит созревание половых продуктов, стоят и отличительные особенности икрометания тех или иных рыб.

В настоящее время можно различать следующие типы икрометания.

Тип однократного икрометания, т. е. выметывание икры

только один раз в течение всей жизни рыбы, встречающееся, например, у горбуши.

Тип многократного икрометания, который встречается у большинства рыб.

Последний тип, т. е. многократное икрометание, можно разделить на следующие подтипы:

1. Быстрое единовременное икрометание, продолжающееся не свыше 1—2 суток.

2. Растянутое икрометание, при котором происходит выбрасывание икры отдельными порциями через некоторые промежутки времени. Последнее, в свою очередь, можно разделить на:

а) ясно выраженное порционное икрометание, при котором сроки выметывания отдельных порций икры резко отграничены друг от друга (например, 20—30 дней);

б) продолжительное растянутое икрометание, при котором происходит выметывание икры небольшими порциями через короткие промежутки времени, например, через 5—6 дней в течение более или менее значительных сроков (например, 1, 2, 3 и т. д. месяцев).

Не у всех рыб цикл созревания гонад проходит в течение одного года. У некоторых он продолжается меньше года, а у других тянется больше года.

Кроме того, имеются живородящие рыбы, выметывание мальков которых можно приурочить к тому или иному типу икрометания, но, ввиду отсутствия достаточных данных по этому вопросу, в настоящее время представляется затруднительным сделать более определенное заключение.

Каждый из перечисленных типов икрометания может иметь место или в весенне-летнее или в осенне-зимнее время года. Конечно, время нереста очень сильно влияет на все особенности икрометания и процессы созревания половых продуктов.

Необходимо оговориться, что эти типы икрометания резче выражены в поведении самок, чем самцов. Дело в том, что процесс выбрасывания половых продуктов у самцов растянут на более долгий период, чем у самок, благодаря чему одни и те же самцы могут участвовать в оплодотворении ряда последовательно смещающихся на местах икрометания самок.

Тому или иному типу икрометания соответствует и определенный характер циклических изменений гонад.

В настоящей работе я остановлюсь на циклических изменениях яичников, по которым имеется теперь больше данных.

Литературные данные

Несмотря на довольно большое количество работ, посвященных изучению яичников рыб, собственно циклических изменений яичников касаются только следующие.

Самая старая работа принадлежит В. Гису [W. His [16]]. В ней имеется описание овоцитов и отдельных стадий зрелости яичника различных рыб, а также изменений яичника лосося в течение годичного периода. Работа В. Гиса появилась в 1873 г. Не затрагивая описания различных фаз развития овоцитов, которое в настоящее время сильно устарело, надо отметить следующие основные общие выводы:

1) в яичнике лосося находятся одновременно овоциты на разных фазах развития;

2) переходные ступени между различными фазами развития овоцитов существуют только в определенные периоды года;

3) в зрелых яичниках отсутствуют переходы между зрелыми овоцитами и молодыми;

4) из одновременно находящихся в яичнике овоцитов наиболее раз-

вившиеся подлежат выметыванию в ближайший нерестовый период, остальные же должны созреть только в последующие годы.

К сожалению, работа Гиса была недостаточно оценена ни в момент ее появления, ни в последующие годы. Сейчас она совершенно забыта. Между тем приведенные нами выводы дают уже первую схему созревания яичника в целом в течение годового периода.

Следующей работой по годичным изменениям яичников рыб является труд В. Франца [Franz [12]], появившийся в 1909 г.

Работа Франца посвящена созреванию овоцитов и описанию яичников различных стадий зрелости камбалы (Pleuronectes platessa L.). В работе Франца имеются более или менее точные указания о наличии той или иной стадии зрелости яичника в определенные периоды года. Основные выводы Франца заключаются в следующем:

1. Созревание овоцита Pleuronectes platessa нормально продолжается три года, но у некоторых экземпляров, достигающих зрелости в 4, 5 и даже больше лет, этот срок может соответственно изменяться.

2. Процесс созревания овоцита разделяется на 4 периода превращения и 3 периода покоя. Первый период превращения следует за последним овогониальным делением и продолжается до первой или пресинаптической стадии покоя.

Первый период покоя характеризуется наличием небольших овоцитов с большим ядрышком и соответствует пресинаптической фазе покоя.

Второй период превращения соответствует фазам спиремы, синапсиса, диплотенной, достигает максимума в стадии синапсиса и кончается во время появления многих ядрышек в ядре и хроматизации плазмы.

Второй период покоя непосредственно следует за вторым периодом превращения и характеризуется наличием маленьких овоцитов с сильно красящейся цитоплазмой и многочисленными ядрышками, расположенными большей частью по периферии.

Третий период превращения характеризуется ростом овоцита и появлением „колец прироста" в плазме.

Третья стадия покоя, следующая за предыдущим периодом, отличается отсутствием „колец прироста".

Четвертый период превращения характеризуется заполнением плазмы овоцита шариками желтка, которые в конце периода, в зрелом овоците, сливаются вместе в прозрачную массу.

3. Приблизительно во время второй стадии покоя овоциты теряют связь с герминативным эпителием и продвигаются к внутренней части стромы яичника. В это же время овоциты приобретают фолликулярную оболочку, покрытую снаружи соединительнотканной Theca folliculi. Слой герминативного эпителия вследствие этого утончается и с третьего года жизни камбалы образует однослойный эндотелиальный слой клеток.

4. Фолликул образуется из герминативного эпителия, из овогоний.

5. Если икрометание не происходит в нормальном 3-летнем возрасте, то часть наиболее развившихся овоцитов дегенерирует и подвергается резорбции. Резорбция абортивных овоцитов приостанавливает образование новых яйцеклеток. Таким образом, наступает как бы застой в деятельности яичника, который проходит при первом созревании яичника.

6. После икрометания овогонии и овоциты возникают из герминативного эпителия.

7. Резорбция пустых фолликулов и невыметанных икринок продолжается от четверти года до полугода.

8. Между овоцитами II стадии покоя и полузрелыми овоцитами, у которых уже значительная часть плазмы заполнена желтком, нет переходов уже в августе. Это указывает на отделение уже в середине лета той порции икры, которая должна созреть к ближайшему икрометанию, протекающему в феврале.

Несмотря на подробное описание отдельных фаз развития овоцитов

и достижения зрелости яичников, в работе Франца имеются и существенные пропуски. В частности, он дает описания оболочек только зрелых овоцитов, не касаясь более ранних, а также не описывает яичников непосредственно после нереста. Вследствие этого остается невыясненным вопрос о характере икрометания у камбалы, т. е. выбрасывается ли икра единовременно или порционно.

В заключение своей работы Франц делит весь процесс созревания яичника на 4 стадии и сопоставляет их следующим образом со стадиями шкалы зрелости Гейнке-Майера (Heincke-Maier):

Франц	Гейнке-Майер
I. Незрелая	I и II
II. Созревающая	III, IV и V
III. Зрелая, текучая	VI, VII
IV. Посленерестовая	VIII

В 1924 г. появилась работа Уилера [Wheeler [27]] о росте овоцитов у другой камбалы (Pleuronectes limandra). Основные выводы этого автора сводятся к следующему:

1. Овоциты созревают в течение года.

2. В каждом сезоне появляется новый урожай овоцитов, которые, повидимому, происходят из клеток фолликулярного слоя.

3. Встречающиеся в яичнике после нереста более молодые овоциты, повидимому, подвергаются дегенерации.

4. Находящийся в овоцитах аппарат Гольджи имеет руководящее значение в образовании желтка. Митохондрии же не играют роли в образовании желтка.

5. Наблюдающиеся в овоците так называемые „кольца роста" являются артефактами.

Пункты 1, 2 и 3 этих выводов резко расходятся с данными других авторов, о чем будет сказано ниже.

В 1927 г. появилась моя работа по годичным изменениям яичника окуня [Мейен [4]], в которой я пришел к следующим главным выводам.

1. Овоцит созревает в течение 3 лет.

2. Каждому периоду года соответствует наличие в яичнике определенного комплекса овоцитов на разных фазах развития.

3. В яичнике подготовляются к созреванию, наряду с овоцитами, имеющими быть выметанными в ближайший очередной нерест, также овоциты, которые достигнут зрелости только в последующие годы.

4. Рост овоцитов происходит непрерывно, и фазы плавно переходят одна в другую.

5. Первый импульс к появлению новых генераций овоцитов, сказывающийся в изменении характера строения клеток герминативного эпителия, происходит непосредственно перед нерестом.

6. В соответствии с изменением в течение года наличия определенного комплекса овоцитов в различных фазах развития и стадий зрелости яичника, изменяется и процентное отношение веса яичника к весу всей рыбы.

В 1930 г. появилась работа Хиклинга [Hickling [15]] по биологии Merlucius merlucius, в которой имеются и краткие данные по годичным изменениям яичников.

Хиклинг приводит данные о наличии в яичнике овоцитов определенных размеров в различные периоды года. Кроме того, он приводит микрофотографии (при ув. 48) гистологических срезов яичников, взятых в различные периоды года. К сожалению, Хиклинг дает только очень краткие пояснения к этим микрофотографиям, сделанным при небольшом увеличении, которых недостаточно для того, чтобы судить о годичных изменениях яичника. Данные же о размерах овоцитов без соответствующего гистологического анализа мало дают для понимания тех процессов,

которые протекают в яичнике, так как размеры овоцитов одной и той же фазы могут сильно колебаться. Поэтому нет гарантии, что овоциты, относимые только по своим размерам к разным фазам, не являются идентичными по своей структуре.

Кстати надо заметить, что одно измерение размеров овоцитов в целях определения стадий зрелости яичников, которое широко применяется рядом американских авторов, является методом, требующим громадной затраты времени. Например, при определении зрелости калифорнийской сардинки (Sardinia caerulea) Кларк [Clark [11]] измерял в двух направлениях по 200 икринок от 3000 самок, т. е. сделал 1 200 000 измерений. Гистологическое изучение, конечно, потребовало бы меньше времени и дало бы более точные критерии зрелости яичников.

В 1935 г. появилась работа Сивертсена [Sivertsen [26]] о годичных изменениях яичника трески. Основной целью работы Сивертсена было выяснение вопроса о существовании у трески ежегодного икрометания или с промежутками в один или больше годов.

В связи с этим Сивертсен произвел изучение годичных изменений яичника у половозрелых и неполовозрелых особей. Он употреблял преимущественно макроскопический метод и измерял диаметр овоцитов на различных фазах развития. Кроме того, он производил гистологическое изучение яичников, но только при очень небольших увеличениях (×31), что и обусловливает краткость его данных в этом отношении. Основные выводы Сивертсена следующие.

1. Годовой цикл изменений яичника трески может быть разделен на 4 стадии (незрелая, созревающая, зрелая, послеиерестовая).

2. После нереста остаются незрелые овоциты, т. е. меньше 0.20 мм в диаметре. Невыметанные зрелые икринки и созревающие овоциты резорбируются.

3. На основании сопоставления процентного отношения веса яичников к весу тела всей рыбы можно заключить, что основной процесс созревания (т. е. рост овоцитов) происходит, начиная с августа — октября по февраль — апрель, т. е. тянется около 5 месяцев.

Перечисленными работами и ограничивается литература по годичным циклическим изменениям яичников рыб. Правда, в ряде работ, посвященных цитологическому изучению овоцитов рыб, имеются краткие отрывочные данные и о годовом цикле, но недостаток места не позволяет их здесь касаться.

В 1935 г. лабораторией промысловой ихтиологии Всесоюзного н.-и. института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) было начато изучение половых циклов главных промысловых рыб СССР. В основу этого изучения были положены следующие принципы.

1. Проведение круглогодичного исследования половых желез рыб, при котором дается: а) гистологическое описание желез; б) одновременно с микроскопическим изучением половых желез производится и макроскопическое описание, благодаря чему имеется возможность сопоставить макроскопические изменения гонад в течение года с внутренними процессами, в них протекающими.

2. На основании микро- и макроскопического изучения гонад устанавливаются стадии зрелости последних, обладающие вполне определенными морфологическими признаками.

На основании установления определенных стадий зрелости гонад рыб составляются так называемые шкалы зрелости для полевых научно-промысловых исследований.

3. Устанавливается распределение определенных стадий зрелости гонад по временам года, как для половозрелых, так и неполовозрелых рыб, т. е. вводится в изучение половых желез элемент времени. Благодаря этому возможно сопоставить процессы, протекающие в гонадах, с определенными биологическими моментами жизненного цикла рыб, например, их

миграциями, особенностями питания, отношения к различным экологическим условиям и т. д.

Конечно, без физиологических данных нельзя дать полного описания полового цикла рыб, но в настоящей стадии изучения последнего, при отсутствии даже основных морфологических критериев изменения гонад в течение годового и всего жизненного цикла рыб, организацию физиологических исследований приходится отложить на некоторое время.

Произведенное с вышеуказанной точки зрения изучение циклических изменений половых желез некоторых промысловых рыб (карповых, сельдей, окуневых) и сопоставление их с имеющимися литературными данными дает основание сделать некоторые предварительные выводы и наметить пути дальнейших исследований.

Фазы развития овоцитов [1]

Все изменения, протекающие в яичнике, как в течение годового цикла, так и в продолжение всего жизненного периода рыбы, главным образом, связаны с изменением того или иного комплекса овоцитов на различных фазах развития.

Негенеративная часть яичника меняется относительно очень мало. Поэтому для суждения о процессах, которые протекают в яичниках в различные периоды жизни рыб, необходимо установить фазы развития овоцитов.

Овоциты всех костистых рыб развиваются в общих чертах одинаковым образом, что однако не исключает целого ряда видовых отличий. Наименьшие видовые различия наблюдаются в более ранних фазах развития овоцитов, в поздних же фазах развития, в особенности в созревших яйцеклетках, имеется ряд видовых особенностей, определяемых отличительными чертами биологии размножения того или иного вида рыб.

На основании сравнения развития овоцитов различных рыб представляется возможным установить следующую общую схему.

В развитии овоцитов, как известно, различают три периода: 1) период овогониальных делений, 2) период роста и 3) период созревания.

Рост овоцитов, в свою очередь, распадается на два периода: период малого роста и период большого роста. Период малого роста охватывает синаптенный путь, а период большого роста начинается с диплотенной стадии и продолжается до созревания яйца.

Мне представляется целесообразным немного изменить эту схему по следующим основаниям.

Рост овоцитов во время синаптенного пути сравнительно очень невелик. Последние фазы синаптенного пути, считая по диплотенную фазу включительно, резко отделяются от последующих фаз, в которых появляется ряд новых морфологических изменений в структурах (многочисленные ядрышки, изменение внешнего вида хромосом, более резкие контуры всей яйцеклетки в целом и т. д.).

После окончания синаптенного пути овоциты в морфологическом отношении изменяются сравнительно мало, но значительно увеличиваются в размере. Поэтому естественно объединить различные фазы их развития в один период — период малого роста.

Период малого роста оканчивается с наступлением нового периода роста — периода накапливания желтка, что влечет за собой огромное увеличение объема овоцитов. Поэтому можно объединить все фазы, начиная с момента появления желтка до созревания овоцита, в один период — период большого роста.

---

[1] В целях устранения путаницы при изложении процесса созревания овоцитов и всего яичника в целом, в дальнейшем для обозначения различных изменений развития овоцитов будет употребляться термин ф а з а, а для всего яичника в целом термин с т а д и я.

Таким образом, весь длинный путь развития овоцитов можно разделить на три периода: период синаптенного пути, период малого роста и период большого роста. Отличие от существующего деления периодов роста овоцитов на два периода — малый и большой — заключается в следующем: период малого роста в прежнем понимании называется мною периодом синаптенного пути, а прежний период большого роста делится на два периода — малого и большого роста (фиг. 1).

Фиг. 1. Схема роста овоцитов рыб. Общие обозначения, принятые и в дальнейших пояснениях: *N* — желточное ядро; *M* — микропиле; *Z. r.* — zona radiata; *A* — овоциты синаптенного пути; *B* — овоциты ювенальной фазы; *C* — овоциты фазы однослойного фолликула; *D* — овоциты фазы первоначального накопления желтка; *E* — фаза наполненного желтком овоцита; *F* — зрелый овоцит; *f. l.* — пустые фолликулы

Fig. 1. Schème de la croissance des ovocytes des poissons. Designations générales: *N* — nucleus vitellin; *M* — micropyle; *Z. r.* — zona radiata; *A* — ovocytes de la voie synapthène; *B* — ovocytes de la phase juvénile; *C* — ovocytes de la phase du follicule à une couche; *D* — ovocytes de la phase du début de la vitellogenèse; *E* — phase de l'ovocyte rempli de vitellus; *F* — ovocyte mûr; *f. l.* — follicules vides

Как будет показано ниже, предлагаемое деление роста овоцитов на три периода вполне целесообразно не только с морфологической точки зрения, но и с биологической, так как в определенные периоды жизненного цикла рыб в яичнике можно наблюдать именно подобное разделение овоцитов.

Рост овоцитов происходит постепенно, причем одна фаза плавно переходит в другую. Поэтому установление различных фаз до известной степени является делом условным, поддающимся субъективным оценкам. Для того чтобы свести последние к минимуму, необходимо для установления границ между отдельными фазами руководствоваться появлением вполне определенных морфологических признаков, касающихся всего овоцита в целом, т. е. в оболочке, цитоплазме и ядре. При соблюдении этого условия возможно найти достаточно точные и объективные морфологи-

ческие признаки, определяющие границы между отдельными фазами развития овоцитов.

Конечно, появление каждого нового признака происходит постепенно, причем эти изменения появляются в оболочке, цитоплазме и ядре не одновременно. Иначе говоря, в переходные моменты может появиться, например, новый признак в цитоплазме, в то время как оболочка и ядро остаются без изменения. Такие овоциты приходится относить к переходным фазам. К типичным же, хорошо очерченным фазам, надо относить только такие овоциты, в которых имеются определенные морфологические особенности в оболочке, цитоплазме и ядре.

Прежде чем перейти к описанию отдельных фаз развития овоцитов рыб, я должен подчеркнуть, что в мои задачи не входило детальное изучение цитологических структур. Я имел целью найти только наиболее характерные морфологические признаки для определения отдельных фаз развития овоцитов.

Фазы синаптенного пути, кончая диплотенной фазой, описаны рядом авторов, например, Марешалем [Maréchal [20]], Францем [Franz [12]] и др. У исследованных мною рыб (окунь, вобла, сазан. лещ, сом, каспийские сельди) эти фазы мало отличаются от уже имеющихся описаний и поэтому за недостатком места я не буду на них останавливаться.

Период малого роста овоцитов

Фазы малого роста начинаются с диктиенной стадии, употребляя терминологию Виниварте [Winiwarter [28]]. Эти фазы имеют сравнительно небольшие видовые различия у разных рыб. Поэтому в качестве примера я опишу их, основываясь на изучении яичников воблы.

Самые молодые овоциты фаз малого роста характеризуются наличием отдельных хромосом, располагающихся по всему ядерному пространству. Хромосомы состоят из очень нежной ахроматиновой нити, на которой расположены очень мелкие хроматиновые зернышки. По периферии ядра расположены многочисленные ядрышки. Плазма имеет мелкозернистое строение. Оболочка овоцитов имеется в виде ясно очерченной очень тонкой пленки. К оболочке овоцита прилегают единичные ядра соединительной ткани.

По мере роста овоцитов увеличивается количество ядрышек, имеющих несколько уплощенную форму и тесно прилегающих к оболочке ядра. Строение хромосом остается прежним. В плазме можно обнаружить „желточное ядро". Вокруг овоцита образуется настоящая оболочка в виде тонкой пленки, на которой на большом расстоянии расположены отдельные ядра.

Опуская описание некоторых фаз, мало отличающихся от указанной, я перейду к описанию фазы, которая характерна для ювенальных яичников.

Эта фаза, которую я предлагаю назвать ювенальной, характеризуется следующими признаками. Оболочка имеет вид тонкой пленки, на поверхности которой на значительном расстоянии друг от друга расположены мелкие, вытянутой формы ядра соединительнотканного происхождения. Цитоплазма имеет мелкозернистое строение. У значительного количества овоцитов в ней можно ясно видеть желточное ядро. Ядро овоцита занимает большую часть яйцеклетки и имеет несколько овальную форму. По периферии ядра располагаются многочисленные, до нескольких сот штук, ядрышки. В центральной части ядра расположены в виде очень нежных зернистых палочек хромосомы (фиг. 2 и 10).

Описанная фаза (ювенальная) соответствует второму периоду покоя Франца и фазе В, описанной в моей работе об окуне.

Овоциты ювенальной фазы, по мере роста, постепенно переходят в следующую фазу.

Фаза овоцитов с однослойным фолликулом

Оболочка овоцитов этой фазы (фиг. 3 и 11) состоит: 1) из собственной оболочки овоцита, непосредственно примыкающей к цитоплазме, и 2) фолликулярной оболочки. Первая очень тонка и при употреблявшейся методике (фиксация жидкостью Буэна и сулемы + укс. кисл., окраска железным гематоксилином по Гейденгайну и Малори) является гомогенной. Вторая характеризуется наличием вытянутых мелких ядер, располагающихся одним слоем и лежащих друг от друга на близком расстоянии почти сплошным слоем.

Цитоплазма имеет мелкозернистое строение. Обычно в ней не имеется вакуолей, но иногда последние обнаруживаются у овоцитов, обладающих различными размерами. Поэтому появление вакуолей в цитоплазме само по себе еще не говорит о переходе овоцитов в следующую стадию.

Желточное ядро в виде овального тела расположено эксцентрично в периферийной части овоцита.

Фиг. 2. Овоцит ювенальной фазы. Яичник воблы от 7 мая 1936 г. Ув. 900
Fig. 2. Ovocyte de la phase juvénile. Ovaire de Rutilus rutilus du 7 mai 1936 (× 900)

Фиг. 3. Овоцит фазы однослойного фолликула. Яичник воблы от 25 июля 1936 г. Ув. 400
Fig. 3. Ovocyte de la phase du follicule à une couche. Ovaire de Rutilus rutilus du 25 juillet 1936 (× 400)

Часто при описании этой фазы упоминается о существовании так называемых „колец прироста" (например, Франц), т. е. наличий концентрически расположенных слоев цитоплазмы, отличающихся друг от друга внешним видом. Такие концентрические слои приходилось наблюдать и мне, в частности у воблы, леща и сазана. Так как подобные овоциты встречаются на одних и тех же препаратах вместе с овоцитами без всякой слоистости, но обладают одними и теми же размерами, то поэтому я не склонен выделять эти овоциты в особую фазу. По всей вероятности эту слоистость надо поставить в связь с различными структурами (например, аппаратом Гольджи, митохондриями и т. д.), которые не обнаруживаются при обычно употребляющейся технике (сулемовые фиксаторы, Bouin, окраска железным гематоксилином по Гейденгайну [1]). Также есть указания, что эти „кольца прироста" являются артефактами [Уиллер, Wheeler, [27]]. Во всяком случае без детального цитологического анализа, который в настоящее время никем еще не произведен, преждевременно делать какие-либо определенные заключения.

[1] Это предположение до известной степени подтверждается работой Гиббарда и Пара H. Hibbard и M. Parat [14], которые описывают в цитоплазме овоцитов окуня зоны с митохондриями, хондриосомами, хондриоконтами и т. д.

То же самое можно сказать и о тех картинах в овоцитах, которые описали в своей работе Шампи и Глей [C. Champy et P. Gley [10]]. Эти авторы описали овоциты с как бы растресканной плазмой (craquelé), не давая, однако, детального цитологического анализа. Поскольку последний отсутствует, нельзя делать окончательных заключений по этому вопросу. На основании моих наблюдений над этими образованиями, я склонен их считать за артефакты, а не за образования, свойственные определенной фазе овоцитов.

Ядро у овоцитов описываемой фазы состоит из очень нежной ахроматиновой сети, в которой расположены хромосомы. Последние имеют вид небольших зернистых палочек с ахроматиновой осью, вдоль которой расположены мелкие зернышки. По периферии ядра расположены многочисленные ядрышки, которые плотно прилегают к его оболочке. Ядрышки бывают различной величины.

Описываемая фаза (исключая овоциты со слоистой цитоплазмой и овоциты craquelé) соответствует фазе С моей работы об окуне и третьему периоду покоя Франца. Я предлагаю ее назвать фазой однослойного фолликула.

Как будет показано ниже, фаза овоцитов с однослойным фолликулом является одной из наиболее важных для определения стадии зрелости всего яичника в целом. Она может длиться и сравнительно короткое время, и в течение нескольких лет, в зависимости от состояния всей железы в целом.

Фаза однослойного фолликула имеет очень похожее строение у рыб, стоящих очень далеко в систематическом отношении друг от друга, например, окунь, вобла, щука, сельдь, сом, камбала и т. д.

Эта фаза заканчивает собой период малого роста овоцитов.

Период большого роста овоцитов

Этот период является последним этапом развития овоцитов и характеризуется громадным увеличением их размера, благодаря откладыванию желтка и других дейтоплазматических образований. Так как в последней фазе большого роста образуется зрелый овоцит, попадающий в известные экологические условия, определяемые биологическими особенностями размножения того или иного вида рыб, то поэтому видовые особенности сказываются уже довольно рано в развитии овоцитов этого периода. Благодаря этому только в первых фазах периода большого роста имеется значительное сходство в строении, в более же поздних все больше выступают видовые различия. В особенности это сказывается на строении оболочки, которая в зрелом овоците непосредственно приходит в соприкосновение с внешней средой, могущей быть весьма различной, и в дейтоплазматических образованиях, количество и качество коих в сильнейшей степени определяются условиями и сроками инкубации будущего зародыша.

Вследствие сказанного, при общем описании последующих фаз приходится прибегать к некоторой схематичности, так как недостаток места не позволяет остановиться на видовых различиях.

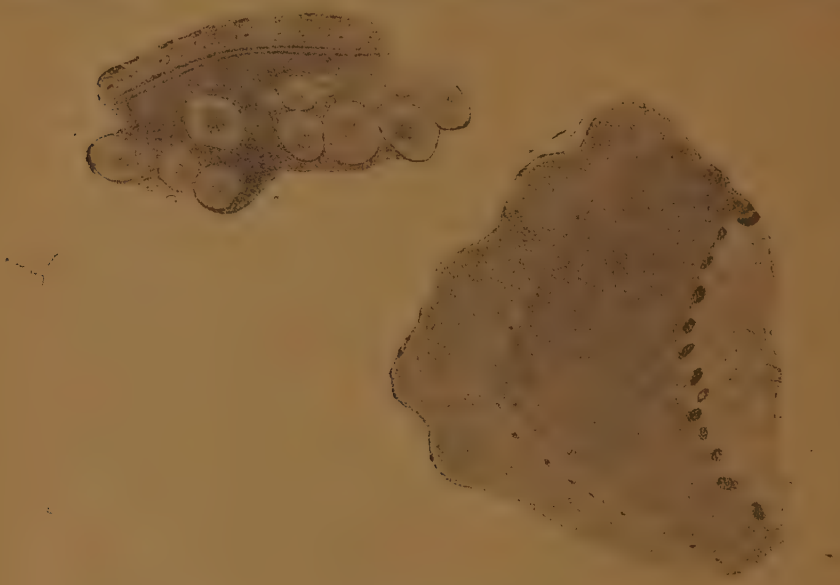
Фаза первоначального накопления желтка

Эта фаза характеризуется появлением в цитоплазме желтка, почему я и предлагаю так ее назвать.

Первоначально зернышки желтка появляются по периферии цитоплазмы и постепенно захватывают более центральную часть, но не доходят непосредственно до ядра, как это видно на фиг. 4 и 12.

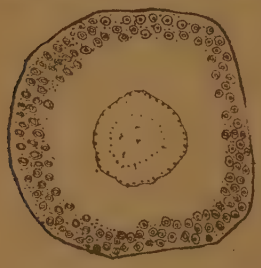
В первое время появления мелких зернышек желтка по периферии овоцита еще не наблюдается изменений в ядре и оболочке. Только после того как желток распространился в значительной части овоцита, изме-

няются соответствующим образом ядро и оболочка. Желток имеет вид шарообразных включений различной величины, лежащих в вакуолях.



Фиг. 4. Овоцит фазы первоначального накопления желтка. Яичник воблы от 10 сентября 1936 г. Объяснение в тексте. Ув. 900
Fig. 4. Ovocyte de la phase du début de la vitellogenèse. Ovaire de Rutilus rutilus du 10 septembre 1936 (×900). Explications voir dans le texte

В небольшом количестве встречаются вакуоли и без желтка. Незаполненная желтком цитоплазма не является однородной, так как около ядра имеется небольшой слой, окрашивающийся гематоксилином Гейденгайна значительно интенсивнее. Ядро имеет неправильную эллипсоидную форму с многочисленными крупными ядрышками, в большинстве случаев вытянутой овальной формы, прилегающими к оболочке ядра. Последняя бывает волнистой. Хромосомы лежат в ахроматиновой сети и имеют характер „ламповых щеток". Надо отметить, что последние выражены далеко не одинаково ясно у различных видов рыб.



Фиг. 5. Овоцит фазы первоначального накопления желтка из яичника сазана от 11 сентября 1936 г. Ядро с двумя концентрическими рядами ядрышек. Ув. 100
Fig. 5. Ovocyte de la phase du début de la vitellogenèse. Ovaire de Cyprinus carpio du 11 septembre 1936. Nucleus avec deux rangées concentriques de nucléoles (× 100)

Значительно усложнилось строение оболочки овоцитов. Во-первых, собственно оболочка стала толще. В ней в одних случаях, например, у воблы, можно обнаружить три концентрических слоя, из которых средний красится бледнее. В этой оболочке еще нельзя обнаружить следов радиальной исчерченности. В других случаях, например, Alosa finta [Леве, Loewe[18]], радиальная исчерченность, т. е. zona radiata, появляется одновременно с желтком в плазме. Фолликул стал двухслойным. Внутренний слой фолликула обладает сравнительно крупными ядрами овальной формы, а наружный — плоскими, вытянутыми.

Интересно отметить, что на описываемой фазе, а также и на переходных к последующей, у каспийских сельдей, сома, сазана и леща имеется

характерная особенность. Именно у них ядрышки располагаются двумя правильными концентрическими рядами (фиг. 5). Такое расположение ядрышек позволяет предполагать, что ядро имеет неоднородную структуру.

Таким образом, фаза первоначального накопления желтка может быть охарактеризована, как имеющая: 1) двуслойный фолликул; 2) сильно утолщенную собственно оболочку овоцита, иногда с признаками радиальной исчерченности; 3) значительную зону цитоплазмы, но не всю занятую желтком, в большинстве случаев имеющим шарообразный вид; 4) наличие в ядре хромосом в виде „ламповых щеток", которые выражены более или менее ясно.

Фаза наполненного желтком овоцита

Между предыдущей и этой фазой имеется ряд переходов. В вполне сформировавшемся виде фаза наполненного желтком овоцита имеет следующее строение.

Фолликул двуслойный, такой же, как и на предыдущей стадии, zona radiata вполне сформировалась. Между внутренним слоем фолликула и zona radiata иногда имеется слой тонких воронкообразных трубочек, которые наружной, расширенной частью, примыкают к фолликулярным клеткам, а внутренним узким концом входят в канальцы zona radiata.

Почти все пространство цитоплазмы заполнено желтком. Только около самой zona radiata имеется тонкий слой мелкозернистой цитоплазмы, свободной от желтка. Такой же тонкий слой имеется и вокруг ядра. Зернышки желтка лежат в вакуолях. Между ними находится очень небольшое количество плазмы.

Надо отметить, что желток не является однородным. У значительного количества видов рыб при окраске, по Малори, желток окрашивается в три цвета. Слой, лежащий около ядра, окрашивается в темномалиновый цвет, большая часть центральной части овоцита окрашивается в яркооранжевый цвет, а периферическая часть — в синий. В местах переходов можно наблюдать, что различно окрашивающиеся вакуоли с желтком заходят друг за друга в соседние зоны. Желток на описываемой стадии имеет не только шарообразный или овальный вид, но у ряда рыб, например, карповых, встречается в очень большом количестве, сплошными массами, в виде неправильных вытянутых кубиков. Это очень характерный признак для описываемой фазы у некоторых рыб. Форма и размеры этих кубиков не одинаковы у различных видов рыб. Ядро имеет неправильную вытянутую овальную форму, с сильно волнистой оболочкой. По периферии имеются многочисленные ядрышки. Хромосомы перестают быть видимыми. В центральной части ядра появляются многочисленные тельца шарообразной формы, значительно меньшей величины, чем ядрышки.

Более детальное изучение этих телец и их взаимоотношение к хромосомам и ядрышкам не входило в задачи моих работ.

Фаза наполненного желтком овоцита продолжается довольно долго. У весненерестующих рыб, достигающих зрелости в 3—4 года, она тянется, начиная с осени и до весны, т. е. в течение 6—7 месяцев. За этот продолжительный период овоциты меняются в морфологическом отношении незначительно, но увеличиваются в объеме. У некоторых рыб также значительно увеличивается количество желтка, обладающего видом вытянутых кубиков, которые захватывают всю центральную часть овоцита и становятся значительно крупнее. Шарообразный желток расположен в несколько слоев только по периферии овоцита и вокруг ядра. На остальном пространстве шарообразный желток встречается в небольшом количестве.

Наблюдается различие между липкой и пелагической икрой, в которой имеются многочисленные крупные вакуоли, заполненные жировыми каплями. Характер, величина и количество этих вакуолей весьма разнообразны.

В качестве примера описанной фазы приводится овоцит из сентябрьского яичника воблы (фиг. 6 и 13).

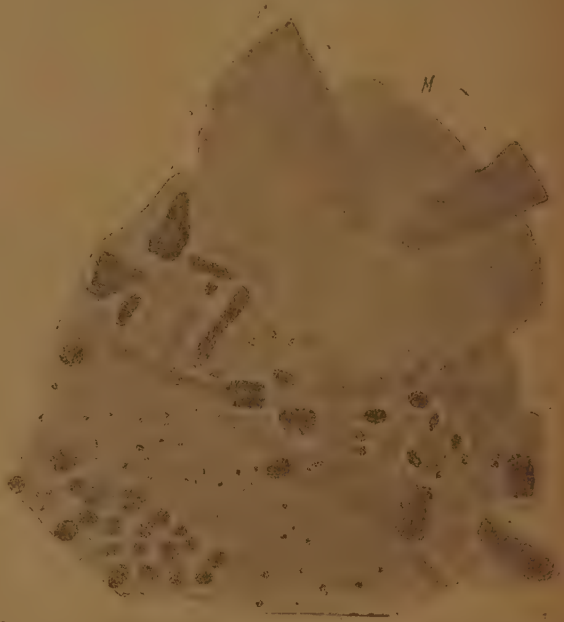
Фаза зрелого овоцита

Переход между предыдущей фазой и фазой зрелого овоцита происходит довольно быстро, но плавно.

Дать общую характеристику фазы зрелого овоцита довольно трудно, так как в ней наиболее сильно сказываются видовые особенности. Поэтому приходится ограничиться в настоящей краткой работе очень схематическим изложением.

Фиг. 7. Zona radiata и слой ворсинок зрелого овоцита воблы от 14 мая 1936 г. Ув. 900
Fig. 7. Zona radiata et couche de cils d'ovocyte mûr de Rutilus rutilus du 14 mai 1936 (× 900)

Фиг. 6. Фаза наполненного желтком овоцита. Яичник воблы от 19 сентября 1936 г. Объяснения в тексте. Ув. 400
Fig. 6. Phase de l'ovocyte rempli de vitellus. Ovaire de Rutilus rutilus du 19 septembre 1936. Explications voir dans le texte (× 400)



Фиг. 8. Часть зрелого овоцита воблы от 19 мая 1936 г. Объяснения в тексте. Ув. 900
Fig. 8. Partie d'un ovocyte mûr de Rutilus rutilus du 19 mai 1936. Explications voir dans le texte (× 900)

По выходе из фолликула зрелого овоцита оболочка последнего состоит из zona radiata. У значительного количества рыб, повидимому, обладающих липкой икрой, к внешней стороне zona radiata прикреплен слой ворсинок, являющихся остатком тех канальцев, которые соединяли фолликулярные клетки с овоцитом. Можно предположить, что на предыдущей фазе эти канальцы являлись проводниками поступления питательных веществ в овоцит, а после выхождения последнего из фолликула полость этих канальцев закрылась, и они превратились в ворсинки. Повидимому, эти ворсинки имеют значение при прикреплении икры к субстрату. У некоторых рыб этот слой ворсинок претерпевает своеобразные видоизменения и превращается в сту-

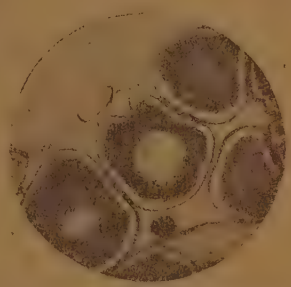
денистый слой, так называемый Gallerthülle немецких авторов, который был подробно описан рядом авторов у окуня [J. Müller[21], Овсянников[22], Retzius[24], Мейен[4]]. Хотя слой ворсинок у икринок был описан уже давно (в 1854 г., J. Müller), однако ни ихтиологи, ни рыбоводы не уделяли этому факту достаточного внимания. Между тем можно предполагать, что этот ворсинковый слой и его видоизменения имеют большое значение в биологии икринок. На фиг. 7 изображен этот слой у воблы.

Вся цитоплазма в зрелом овоците заполнена желтком. Строение последнего у разных рыб бывает различным.

Например, на фиг. 8, изображающей часть зрелого овоцита воблы, видно, что около ядра желток встречается в виде шариков, неправильных вытянутых кубиков и т. д. На микрофотографии (фиг. 9) изображен целый овоцит с микропиле (немного более ранней фазы, чем на фиг. 12). Также наблюдается зональность в распределении различных видов желтка. У пелагических рыб в зрелых икринках имеются различного рода вакуоли, заполненные жиром.

Ядро имеет очень слабо выраженную волнистую оболочку. Хромосомы не видны. Многочисленные ядрышки в основной массе собираются ближе к центру ядра. Имеются многочисленные шарообразные включения, встречающиеся и на предыдущей фазе.

На фиг. 8 изображена часть зрелого овоцита воблы, на котором видна часть ядра с узким слоем мелкозернистой цитоплазмы, различной формы желток и микропиле. Перед последним расположен резко ограниченный участок цитоплазмы, имеющей мелкозернистое строение. В воронке микропиле, с наружной стороны zona radiata, ворсинковый слой отсутствует.



Фиг. 9. Микрофотография овоцитов воблы от 12 мая 1936 г. Хорошо видно микропиле. Немного более ранняя фаза, чем на фиг. 12. Z. 16 мм. 4C. Oc.

Fig. 9. Microphotographie d'ovocytes de Rutilus rutilus du 12 mai 1936. Le micropyle se voit distinctement. Phase un peu plus jeune que celle de fig. 12. Z. 16 mm. 4C.Oc.

Таков длинный путь развития и роста овоцитов. Во время этого роста овоцит претерпевает громадное увеличение в объеме. Так, объем зрелого овоцита, по сравнению с овогониями последнего порядка, у окуня больше в 1 049 440 раз, у воблы — в 1 271 400 раз.

Такое громадное увеличение объема во время роста овоцита требует и значительного периода времени. Так, овоцит достигает зрелости у камбалы, окуня и воблы в течение 3 лет. Трехлетний срок для созревания овоцитов необходим как в случае первого достижения половозрелости вышеуказанными рыбами, так и в последующем созревании яиц, выбрасываемых при очередном нересте.

В предыдущем описании я не касался различных цитологических деталей, так как в мою задачу входило дать только общую схему развития и роста овоцитов.

Конечно, подробное изучение цитологических структур должно внести значительные коррективы в эту схему, в особенности в отношении различных дейтоплазматических образований, но для представления общего хода развития овоцитов, учитывая параллельные изменения оболочки, цитоплазмы и ядра (описание чего до настоящего времени не имеется в литературе), и для нижеследующей характеристики стадий зрелости яичников, предлагаемая схема, как мне кажется, является приемлемой.

Стадии зрелости яичников

В качестве критерия зрелости яичников приходится пользоваться наличием определенного комплекса овоцитов в различных фазах развития.

Сравнительная таблица шкал зрелости яичников рыб

Автор	Heincke[1] Гейнке	Schneider, Шнейдер	Brooh Брох	E. Lea Э. Леа	Johansen Иогансен	Wood Вуд	Вукотич	Belloc Беллок	Clark[4] Кларк	Maier Майер	Franz Франц	Poulsen Поулсен	Sivertsen Сивертсен	Hickling[5] Хиклинг	Киселевич[6]	Филатов и Дуплаков I группа	Филатов и Дуплаков II группа	Мейен	Мейен	Недошивин
Наименование рыбы	Сельди Clupea harengus	Сельди Clupea harengus membras	Сельди Clupea harengus	Сельди Clupea harengus	Сельди Clupea harengus	Сельди Clupea harengus	Каспийские сельди Caspialosa	Сардинка Clupea pilchardus	Калиф. сардинка Sardina caerulea	Камбала Pleuronectes platessa	Камбала Pleuronectes platessa	Треска Gadus morrhua	Треска Gadus morrhua	Merlucius merlucius	Рыбы Волж.-Касп. р-на	Судак, окунь, щука L. lucioperca P. fluv. E. lucius	Лещ, сазан, шемая A. brama; C. carpio. Alburnus chalcoides	Окунь P. fluviatilis	Вобла R. rutilus caspicus	Осетровые Acipenseridae
Стадии	I	I	I	I	I	I	I	I	A	I	I	I	I	Immature (ювенальные)	I	I	I	I	I	ст. 0
	II	II	II	II	II	II	II	II		II		II		Adolescent (созревающие) Commencing	II	II	II	II	II	I II
	III	III	III	III	III	III	III	III	B и C	III		III								
	IV	IV	IV	IV	IV	III	IV	IV	D, E, и F	III	II	III	II	Intermediate	III	III	III	III	III	III
	V			V	V	IV			G и M	IV		IV		Advanced		IV	IV + будущ. остаточн. икра	IV	IV	
	VI	V	V	VI	VI	V	IV—V	V	I и J	V		V	III	Mature (зрелые) Ripe		V	V + будущ. остаточн. икра			IV
	VI—VII										III				IV	VI	VI + будущ. остаточн. икра	V	V	
						VI	V	VI	K	VI		VI		Running	V	VII	VII + остат. икра			V
	VII	VI	VI	VII	VII	VII	VI	VII	L	VII VIII	IV	VII	IV	Spent	VI	VIII	VIII + остат. икра	VI	VI	VI
	IIa[2]				VIII[3]							VIII		Recovering						

[1] Гейнке принимает, что икрометание отдельных сельдей происходит от нескольких дней до нескольких недель.
[2] Особи после нереста.
[3] Особи после нереста.
[4] Кларк обозначает стадии своей шкалы буквами латинского алфавита.
[5] Шкала Хиклинга отличается от большинства шкал тем, что он различает 1 стадию для ювенальных особей (Immature), 3 стадии для созревающих особей (Commencing, Intermediate, Advanced) и 4 стадии для зрелых особей (Spent, Recovering, Ripe, Running). В приводимой сравнительной таблице эти стадии сопоставлены с соответствующими стадиями Гейнке, Майера, Иогансена и др.
[6] Для каспийских сельдей К. А. Киселевич принимает, что икрометание происходит в три приема, причем когда первая порция икры имеет стадию V, остальная икра находится в стадии III. Эта икра III стадии в течение 7—11 дней проходит стадии IV—V включительно.
[7] Только у особей, нерестующихся впервые; у остальных VIII стадия непосредственно переходит в III стадию.

Негенеративная часть яичника дает мало для характеристики стадий зрелости, так как изменяется незначительно. Поэтому, на основании вышеприведенной схемы созревания овоцитов, можно приступить и к характеристике стадий зрелости яичников.

В научно-промысловой литературе, на основе характеристики стадий зрелости гонад, составляются так называемые шкалы зрелости, в которых приводятся только макроскопические признаки. Обычно эти шкалы основаны на изучении каких-либо отдельных видов рыб, и поэтому они не могут быть распространены и на других рыб, даже близких в систематическом отношении. Объясняется это тем, что весь цикл изменения половых желез определяется в основном отличительными особенностями периода икрометания, которое, как известно, часто происходит даже у близких в систематическом отношении видов рыб различно. Этим и объясняется тот факт, что шкалы зрелости, являющиеся отражением внутренних процессов, протекающих в гонадах, часто не совпадают у близких видов.

Путем тщательного сопоставления отдельных стадий зрелости различных шкал, учитывая упоминаемые в них критерии, можно сравнить между собой как эти шкалы в целом, так и отдельные стадии. Конечно, это сопоставление не может быть особенно точным, поскольку критерии зрелости часто берутся недостаточно характерные и отличаются произвольностью, но для предварительных обобщений оно является приемлемым.

Путем применения этих критериев можно следующим образом сопоставить существующие шкалы зрелости яичников, составленных для различных рыб (см. таблицу).

При анализе этой таблицы можно сделать следующие выводы:

1. I стадия (ювенальная) совпадает почти во всех шкалах, за исключением шкал Франца[12] (камбала) и Сиверцсена[26] (треска), в которых I и II стадия соединены в одну — незрелую.

2. II стадия также совпадает в большинстве шкал, причем основным критерием характеристики II стадии является отсутствие желтка. Различие наступает только в определении конца II стадии, т. е. начала появления желтка.

3. В значительной степени совпадают стадии полной зрелости (текучих половых продуктов), которые в разных шкалах обозначаются различно (V, VI, VII).

4. Наблюдающиеся отличия в характеристике стадии зрелости объясняются неодинаковой продолжительностью сроков икрометания у различных рыб.

5. Наибольшие различия наблюдаются в определении стадий, характеризуемых накоплением желтка.

Последнее обстоятельство объясняется двумя причинами. Во-первых, тем, что процесс накопления желтка протекает неодинаково у различных видов рыб, и, во-вторых, недостаточно точной методикой. Дело в том, что большинство шкал составлено на основании макроскопического изучения яичников, без учета тех структурных изменений, которые протекают в овоцитах, т. е. без основного процесса, характерного для этии стадий.

Таким образом, вносится большая доля субъективизма, что хорошо видно при сравнении различных шкал зрелости сельди.

Так же обычно в научно-промысловых шкалах не учитывается элемент времени, т. е. продолжительность стадий и их протекание в определенные периоды жизненного цикла рыб.

В настоящее время, учитывая литературные данные и собственные исследования, представляется возможным дать схему созревания яичника в отношении только части весеннемечущих рыб, обладающих быстрым единовременным и растянутым икрометанием. В отношении осеннемечущих рыб имеется только одна старая работа Гиса[16], упоминавшаяся выше, которая позволяет сделать только ограниченные выводы. В отношении других типов икрометания в настоящее время специальных работ не имеется.

В основном я буду придерживаться шестибалльной шкалы, которая более всего подходит для вышеуказанных рыб.

Прежде чем говорить об отдельных стадиях зрелости яичников, необходимо дать общую схему строения последних. Яичники, в большинстве случаев парные, представляют собою, за немногими исключениями, мешки, стенки которых состоят из соединительной ткани и гладкой мускулатуры. От наружных стенок яичников отходят внутрь поперечные пластинки, несущие яйцеклетки. Такое расположение пластинок наблюдается, например, у карповых, окуневых, сельдевых. У некоторых семейств рыб пластинки расположены вдоль продольной оси яичника. В соответствии с расположением яйценосных пластинок изменяется и расположение полости яичника, например, вдоль продольной оси, в центре яичника, или сбоку. Вдоль яйценосных пластинок, в середине, проходит соединительнотканный тяж с многочисленными ответвлениями, составляющими основу, среди которой располагаются яйцеклетки. Вдоль соединительнотканного тяжа проходит кровеносный сосуд с многочисленными ответвлениями.

I стадия

В макроскопическом отношении яичники первой стадии обычно имеют вид тонких прозрачных тяжей, пол которых неразличим невооруженным глазом.

Фиг. 10. I стадия зрелости яичника воблы (годовик +) от 18 июля 1936 г. Ув. 70
Fig. 10. Premier stade de maturité de l'ovaire de Rutilus rutilus (à l'âge d'un an) du 18 juillet 1936 (× 70)

Собственно говоря, название „ювенальный", применяемое к первой стадии, не точно, так как вышеприведенная характеристика относится к рыбам, обладающим уже вполне сформировавшимися яичниками, достигшими значительного размера, хорошо видимыми невооруженным глазом. Между тем уже сформировавшиеся половые тяжи существуют гораздо раньше и к ним также можно применить термин „ювенальный".

Яичники первой стадии, употребляя этот термин в научно-промысловом смысле, состоят в основной массе из овоцитов ювенальной фазы (см. выше). Обладая неправильно угловатой формой, овоциты тесно прилегают друг к другу. Более молодые овоциты расположены отдельными гнездами вдоль полости яичника. Соединительнотканные элементы и кровеносные сосуды развиты слабо. Так же незначительна и полость яичника. I стадия у весеннемечущих рыб, достигающих зрелости в возрасте 3—5 лет, обычно встречается у сеголеток в конце лета и продолжается до начала — середины лета второго года их жизни.

В качестве примера приводится фиг. 10, изображающая яичник годовика воблы.

II стадия

По мере роста овоцитов яичник первой стадии плавно и постепенно переходит во вторую стадию. В последней преобладают овоциты фазы однослойного фолликула. Наряду с ними имеются и все предыдущие фазы, но они занимают меньшее место. Полость яичника хорошо выражена. Более крупные овоциты располагаются в середине яйценосных пластинок, а более молодые по краям, вдоль полости яичника.

Макроскопически яичники второй стадии характеризуются как прозрачно-стекловидные тяжи с очень слабо развитыми кровеносными сосудами,

Овоциты могут быть различаемы при хорошем зрении невооруженным глазом или при слабом увеличении лупы (×10). Они имеют неправильную многогранную форму с округлыми углами.

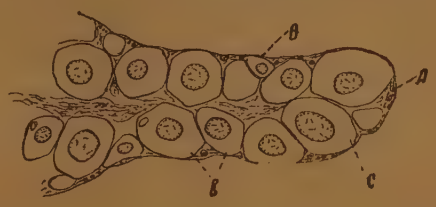
В переходе яичников во вторую стадию надо различать два случая: В первом случае II стадия появляется непосредственно за ювенальной, что случается у рыб, еще не достигших половозрелости.

Во втором случае II стадия наступает после окончания периода икрометания и исчезновения его признаков (резорбции пустых фолликулов и невыметанных, дегенерирующихся икринок) в яичнике, т. е. после стадий VI, VII и VIII, согласно обозначению различных шкал зрелости (см. таблицу).

Отличия между яичниками II стадии у неполовозрелых, девственных рыб и у уже нерестившихся невелики и состоят в следующем.

Во-первых, у половозрелых особей сильнее развиты соединительно-тканные тяжи, проходящие в яйценосных пластинках, и несколько сильнее развита система кровеносных сосудов.

Во-вторых, у половозрелых особей развитие отдельных овоцитов протекает не столь равномерно, как у неполовозрелых. Поэтому у них некоторые овоциты несколько обгоняют в развитии своих собратьев и из фазы однослойного фолликула начинают постепенно переходить в следующую фазу первоначального накопления желтка. Правда, это встречается не у всех особей. Таким образом, в некоторых случаях можно говорить о переходе яичников после икрометания не в типичную II стадию, а в стадию II—III (переходную).



Фиг. 11. II стадия зрелости яичника. Часть яйценосной пластинки. Вобла от 10 июля 1936 г. Ув. 70

Fig. 11. Seconde stade de maturité de l'ovaire. Partie de membrane ovulaire. Rutilus rutilus du 10 juillet 1936 (×70)

В качестве примера II стадии можно привести фиг. 11, изображающую яичник воблы, а также сослаться на фиг. 15 моей работы об окуне [Мейен [4]] и фиг. 47 работы Франца [12] о камбале.

II стадия обычно встречается у неполовозрелых особей весеннемечущих рыб, достигающих зрелости 3—4 лет, начиная с середины второго лета их жизни, и продолжается до середины конца следующего лета. У половозрелых особей, нерестующихся ежегодно, II стадия наступает после резорбции пустых фолликулов и дегенерирующихся невыметанных икринок, т. е. после окончания VI стадии (принимая шестибалльную шкалу), т. е. середина июня—июля, до конца лета (середина — конец августа).

Но в ряде случаев II стадия может продолжаться гораздо дольше. Это может произойти в случае достижения рыбой половозрелости в значительном возрасте.

По данным Сивертсена [26], у трески II стадия может в некоторых случаях продолжаться до 9 лет, хотя нормально треска достигает зрелости в 3—4 года.

III стадия

В макроскопическом отношении яичникам III стадии зрелости можно дать следующую характеристику, которая является общей для значительного количества видов рыб. Невооруженным глазом в яичнике видны шарообразные икринки неодинаковой величины, между которыми имеются мелкие икринки неправильной многогранной формы (как во II стадии). Кровеносные сосуды, расположенные вдоль яичника, хорошо развиты и имеют многочисленные ответвления.

В III стадию зрелости яичник переходит постепенно. Часть овоцитов, преимущественно расположенных в середине яйценосных пластинок, начинает расти и переходить из фазы однослойного фолликула в фазу первоначального накопления желтка. Этот неравномерный рост отдельных порций овоцитов может быть объяснен тем, что овоциты расположены в середине пластинки, т. е. ближе к главному кровеносному сосуду, получают больше питательных веществ и поэтому развиваются быстрее. По мере увеличения количества крупных овоцитов правильное расположение яйценосных пластинок нарушается, а также эти овоциты передвигаются ближе к полости яичника. Овоциты фаз периодов малого роста и синаптенного пути преимущественно располагаются вдоль полости яичника.

III стадия состоит из овоцитов фазы первоначального накопления желтка, которые составляют основную массу яичника и всех овоцитов периодов малого роста и синаптенного пути. Таким образом, в одном яичничке III стадии можно найти все фазы развития овоцитов — по фазу первоначального накопления желтка включительно. Такой комплекс различных фаз овоцитов характерен для яичников III стадии зрелости рыб, стоящих далеко в систематическом отношении, например, для камбаловых, тресковых, окуневых, карповых, сельдевых. Поэтому можно считать, что такая характеристика верна для большинства костистых рыб.

В качестве примера приводится фиг. 12, представляющая яичник III стадии зрелости воблы.

III стадия обычно бывает непродолжительной у весеннемечущих рыб достигающих зрелости в 3—4 года. Например, у окуня и карповых она начинается с середины августа до середины-конца сентября, т. е. 1—1½ месяца.

IV стадия

Для значительного количества видов рыб следующая макроскопическая характеристика IV стадии является общей. Яичник сильно увеличился в объеме и занимает большую часть брюшной полости. Основная часть яичника заполнена икринками неправильной округло-многогранной формы, тесно прилегающими друг к другу. При разрушении оболочки яичника икринки принимают шарообразную форму, так как не подвергаются давлению внутри яичника. Икринки плотно держатся в строме яичника.

В конце IV стадии (весной) в икринках видно невооруженным глазом ядро. Яичник отличается упругостью. Сильно развиты кровеносные сосуды с многочисленными ответвлениями.

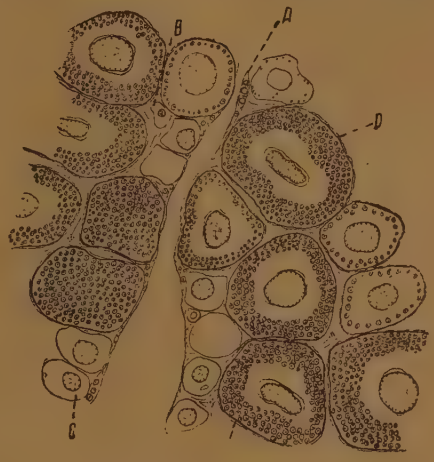
Если III стадия зрелости является более или менее одинаковой у большинства костистых рыб, то в отношении IV стадии имеются значительные различия. В основном можно различать два вида IV стадии: с единовременным икрометанием и с растянутым икрометанием.

Именно при переходе из III стадии в IV уже заключаются те различия, которые скажутся в гораздо более резкой форме в период икрометания у рыб, обладающих различными видами икрометания. Это различие заключается в следующем.

У рыб, обладающих единовременным икрометанием, все овоциты фазы первоначального накопления желтка почти синхронно или во всяком случае в очень короткий срок переходят в фазу наполнения желтком овоцита. В дальнейшем овоциты этой фазы растут одновременно и синхронно. Таким образом, в яичнике имеются следующие овоциты. Во-первых, все фазы периодов синаптенного пути и малого роста, т. е. по фазу однослойного фолликула включительно. Во-вторых, фаза наполненного желтком овоцита. Переходов между теми и другими не имеется. Таким образом, уже с осени ясно отделяется всего одна порция икры, которая и будет выметана единовременно весной.

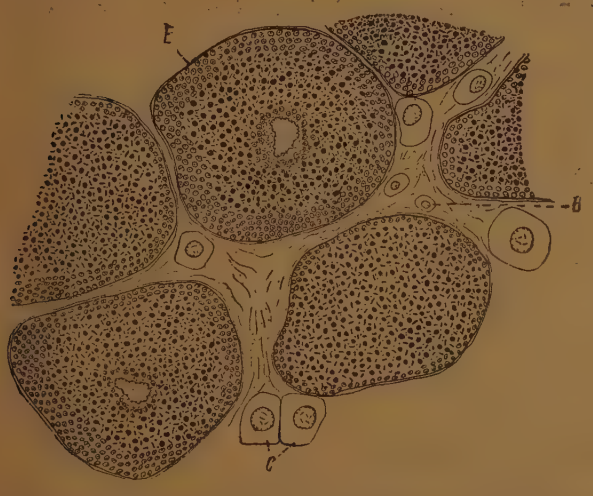
Такой яичник IV стадии зрелости представлен на фиг. 13.

Совершенно другое наблюдается у рыб с растянутым икрометанием. У них уже с осени имеются переходы между более зрелыми и менее зрелыми овоцитами. Таким образом, у них можно найти, наряду с овоцитами периодов синаптенного пути и малого роста, и фазы первоначального накопления желтка. Правда, этих последних по мере созревания яичников становится все меньше и меньше, но различие в величине между отдельными овоцитами фазы наполнения желтком все же сохраняется. Следовательно, с осени или, вернее, с начала зимы образуется несколько порций овоцитов, которые постепенно и выметываются весной. Надо отметить, что, повидимому, количественные размеры этих порций неодинаковы. Наиболее многочисленна первая порция, затем последовательно идут вторая и третья. В середине зимы происходит переход немногочисленных наиболее отставших в развитии овоцитов в фазу наполнения желтком. Этим и объясняется значительное сходство в макроскопическом отношении яичников IV стадии зрелости у рыб с единовременным и растянутым икрометанием.



Фиг. 12. III стадия зрелости яичника. Яичник воблы от 26 августа 1936 г. Ув. 70
Fig. 12. Troisième stade de maturité de l'ovaire. Ovaire de Rutilus rutilus du 26 août 1936 (× 70)

Итак, в отношении рыб с растянутым икрометанием можно утверждать, что они зимуют в IV стадии зрелости яичника.



Фиг. 13. IV стадия зрелости яичника. Вобла от 29 сентября 1936 г. Ув. 70
Fig. 13. Quatrième stade de maturité de l'ovaire de Rutilus rutilus du 29 septembre 1936 (× 70)

Такой вывод находится в противоречии с имеющимися в литературе взглядами. Так, К. А. Киселевич в своей „Инструкции для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской ихтиологической лаборатории“ [2] говорит, что многие рыбы, в частности сазан, лещ и вобла, находятся в III стадии с осени до весны следующего года. В отношении воблы, сазана и леща Волго-Каспийского района я проводил наблюдения в течение 2 лет на многочисленном материале и могу вполне определенно утверждать, что они зимуют в IV стадии. Утверждение К. А. Киселевича основано на том, что в его шкале неточно охаракте-

зованы III и IV стадии, которые фактически слиты без достаточного основания в одну стадию, а самый конец IV стадии, составляющий по существу переход к V, выделен в отдельную стадию. В этом и кроется основная ошибка К. А. Киселевича. Так как шкала К. А. Киселевича принята для научно-промысловых работ в таком важном промысловом районе, как Каспийское море, то поэтому я и считаю необходимым отметить эту неточность.

V стадия зрелости

Переход из IV стадии в V происходит постепенно. Первоначально созревают отдельные овоциты, затем появляются группы зрелых икринок и, наконец, созревает вся икра, выметываемая в течение нерестового периода. Для нормального перехода из IV стадии в V требуются строго определенные биологические и экологические условия, при отсутствии которых икра не созревает, а дегенерирует.

Дать общую характеристику V стадии, или стадии полной зрелости, трудно, так как именно здесь наиболее сильно сказываются видовые особенности рыб. В практическом отношении с макроскопической точки зрения определение наступления V стадии не встречает особых затруднений, так как имеется очень ясный признак — свободное выделение зрелой икры.

Для рыб с единовременным икрометанием, при котором одновременно выбрасывается вся зрелая икра, в макроскопическом отношении характеристика V стадии не встречает затруднений, так как последняя протекает быстро. Точных наблюдений в отношении длительности выбрасывания икры имеется немного. Так, по наблюдениям в садках над воблой, проведенным В. Г. Иванчиновым, выбрасывание икры продолжается от 2 до 14 часов, в среднем 5—6 часов. По неопубликованным точным данным Б. И. Черфаса, которые он мне любезно сообщил, нерест плотвы в прудах Московской области продолжается около 6—7 часов. Таким образом, нерест воблы и плотвы, очень близких видов, но сильно отличающихся в биологическом отношении, имеет приблизительно одинаковую длительность.

Произведенные мною наблюдения над окунем также показывают, что выбрасывание икры происходит быстро, в течение нескольких часов.

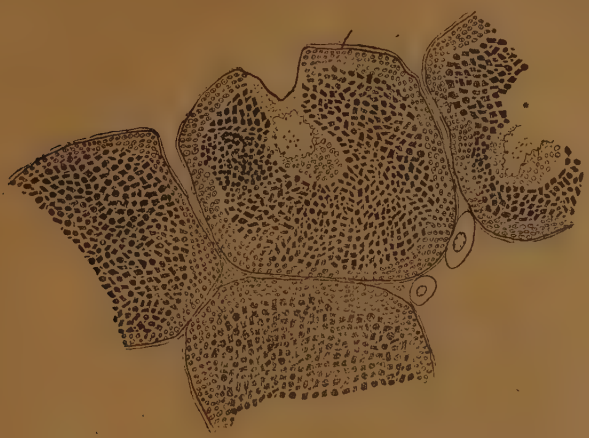
Итак, учитывая аналогичную гистологическую картину яичника непосредственно после нереста и у других рыб с единовременным икрометанием, можно с очень большой долей вероятности утверждать, что единовременный нерест продолжается не свыше одних суток, а, по всей вероятности, и в значительно более короткие сроки, измеряемые часами.

Иная картина имеется при растянутом икрометании. Если наступление зрелости яичника и выделение первой порции икры определить довольно легко, то дальнейшее протекание икрометания наблюдать очень трудно, в особенности в естественных условиях, где очень затруднительно следить за поведением определенных особей.

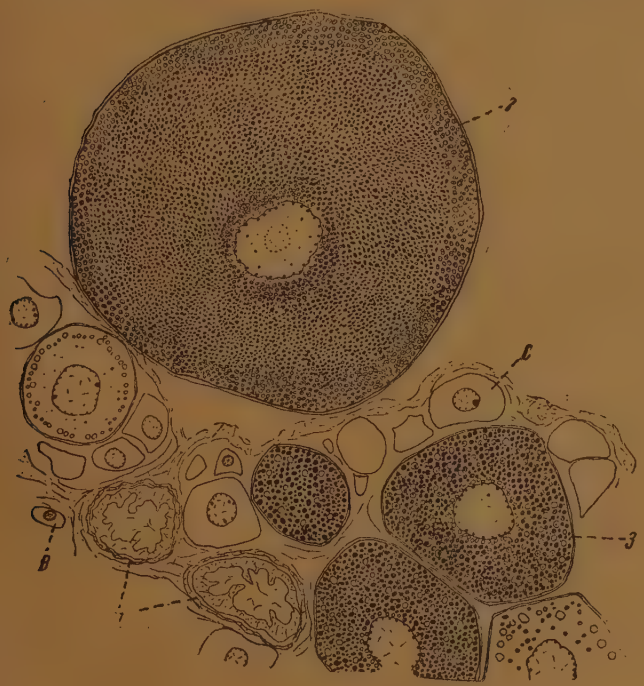
Поэтому окончательное решение этого вопроса может дать только эксперимент.

В микроскопическом отношении между единовременным и растянутым икрометанием наблюдается значительное различие.

Яичник рыб с единовременным икрометанием состоит из следующих овоцитов. Во-первых, вполне зрелые овоциты, во-вторых, овоциты периодов малого роста и синаптенного пути. Вследствие громадного преобладания по величине зрелых овоцитов, на срезах яичника овоциты небольших размеров встречаются в небольшом количестве. Но это не говорит за то, что их действительно мало в яичнике. Если выдавить из яичника зрелую икру, т. е. произвести, так сказать, искусственный нерест и сейчас же зафиксировать железу, то на срезах можно обнаружить большое



Фиг. 14. V стадия зрелости яичника при единовременном икрометании. Вобла от 19 мая 1936 г. Ув. 70
Fig. 14. Cinquième stade de maturité de l'ovaire de poissons à ponte ininterrompue. Rutilus rutilus du 19 mai 1936 (×70)



Фиг. 15. V стадия зрелости яичника при растянутом икрометании. 1) Видны пустые фолликулы (f. l.), 2) 2-я порция созревающих овоцитов, 3) 3-я порция созревающих овоцитов. Сазан от 13 июня 1936 г. Ув. 100
Fig. 15. Cinquième stade de maturité de l'ovaire de poissons à ponte prolongée. 1) On peut voir les follicules vides (f. l.); 2) seconde portion d'ovocytes mûrissants; 3) troisième portion d'ovocytes mûrissants. Cyprinus carpio du 13 juin 1936 (× 100)

количество овоцитов периодов малого роста и синаптенного пути. Так как эта операция протекает в течение 5—10 минут, то говорить о появлении этих овоцитов заново не приходится. Поэтому можно утверждать, что в яичнике V стадии рыб с единовременным икрометанием находятся зрелые овоциты и весь комплекс овоцитов яичника II стадии зрелости.

На фиг. 14 в качестве примера приведен зрелый яичник воблы.

Значительно отличаются от вышеприведенного описания зрелые яичники рыб с растянутым икрометанием.

В качестве примера можно привести яичник сазана, изображенный на фиг. 15. На этой фигуре видно, что первая порция зрелых овоцитов уже выброшена, о чем свидетельствуют пустые фолликулы. Имеются почти совершенно зрелые, готовые к выбрасыванию, овоциты второй порции и, наконец, созревают овоциты третьей порции икры. Кроме того, имеются овоциты, являющиеся переходными между фазой однослойного фолликула и фазой первоначального накопления желтка, которые созреют только в следующем году, а также все овоциты периодов малого роста и синаптенного пути.

Таким образом, в яичнике V стадии зрелости рыб с растянутым икрометанием имеются овоциты, охватывающие все периоды роста последних. В связи с этим и период икрометания является растянутым, так как требуется некоторый промежуток времени для полного созревания отдельных порций овоцитов фазы наполнения желтком.

В отношении сазана можно привести и экспериментальное подтверждение вышеприведенного описания нереста, составленного на основании микроскопического изучения яичников. Именно в работе Б. И. Черфаса[7] имеются указания, что гнездо волжского сазана, полученного из-под Саратова, было помещено в нерестовый пруд, где произошел первый нерест в конце мая. Переведенные в выростные пруды сазаны отнерестились вторично в конце июня и в третий раз в конце июля. Таким образом, промежуток между выбрасыванием отдельных порций икры равняется приблизительно одному месяцу. Изучение яичников сазанов в дельте Волги в течение летнего периода показало, что, по всей вероятности, и там сазан мечет икру с такими же промежутками времени, о чем можно судить по нахождению свежих пустых фолликулов и зрелых овоцитов в определенные периоды лета. Недостаток места не позволяет привести более подробные данные.

Порционное икрометание имеется и у культурного карпа, являющегося объектом прудового хозяйства. Однако в условиях последнего, где производителей после первого икрометания из икрометных или нерестовых прудов переводят в другие, более глубокие пруды, менее пригодные для нереста, второе и третье икрометание происходит сравнительно редко.

Выбрасывание икры культурным карпом в нерестовых прудах протекает в течение одних суток, а обычно гораздо короче (5—10 часов).

Интересно отметить, что резкое изменение экологических условий изменяет и отличительные черты икрометания культурного карпа. Именно, европейский культурный карп, будучи перевезен на о. Яву, стал метать икру в течение круглого года с промежутками в полтора месяца, а не только весной, как у себя на родине. Однако количество выметываемой икры в течение каждого икрометания резко уменьшалось, и таким образом общее количество икры, выбрасываемой в продолжение года, осталось приблизительно таким же, что и в Европе [Bènas[8]].

Данные о продолжительности икрометания других рыб, например, каспийских сельдей, дальневосточных лососевых, показывают, что сроки между выбрасыванием отдельных порций икры могут быть значительно короче и измеряются несколькими днями. Но так как для этих рыб до сих пор еще отсутствует достаточно подробное гистологическое изучение яичников, то поэтому нельзя провести сравнения их нереста с таким резко выраженным порционным икрометанием с определенными проме-

жутками между отдельными выбрасываниями икры, которое встречается у сазана. То же самое можно сказать и относительно рыб с очень растянутым икрометанием, продолжающимся в течение 3—6 месяцев.

В соответствии с этим в V стадии, или стадии зрелости у рыб с растянутым икрометанием, яичники должны быть разбиты на ряд подстадий, в зависимости от количества порций выметываемой икры и продолжительности периода между отдельными икрометаниями.

VI стадия

Характер икрометания определяет собой и особенности VI стадии, обозначаемой так по шестибалльной системе, или стадии выбоя.

У рыб с единовременным икрометанием яичник после нереста приобретает дряблый, мягкий вид и имеет багрово-красный цвет. В яичнике встречается небольшое количество невыметанных, дегенерирующихся икринок.

Микроскопическое изучение показывает, что в яичнике имеются все овоциты, характерные для яичников II стадии, т. е. периодов малого роста и синаптенного пути. Кроме того, имеется большое количество пустых фолликулов (фиг. 16).

После нереста в яичнике имеют место два процесса. Во-первых, начинается резорбция пустых фолликулов и дегенерирующихся икринок, которая продолжается в течение $1^1/_2$—2 месяцев, а иногда и значительно дольше. Во-вторых, начинается рост овоцитов.

По мере резорбции пустых фолликулов начинается рост овоцитов. Обычно при этом имеет место только увеличение размеров овоцитов, но не наблюдается структурных изменений последних, т. е. наиболее крупные овоциты все-же остаются в фазе однослойного фолликула. Таким образом, яичник переходит из стадии VI в стадию II. Но у некоторых особей более или менее значительной части овоцитов начинают появляться вакуоли, но в большинстве случаев не имеющие желтка, и, таким образом, после окончания резорбции пустых фолликулов яичник переходит не в типичную II стадию, а в несколько подвинувшуюся к переходу в III.

Фиг. 16. VI стадия зрелости яичника при единовременном икрометании. Вобла от 15 мая 1936 г. Ув. 70
Fig. 16. Sixième stade de maturité de l'ovaire de poissons à ponte ininterrompue, 15 mai 1936 (× 70)

Переход из VI стадии во II встречается у окуня, воблы, трески и камбалы.

В зависимости от особенностей нереста рыб с растянутым икрометанием, все процессы VI стадии протекают у последних несколько иначе.

Как указывалось выше, при описании V стадии, после первого выбрасывания зрелых овоцитов в яичнике имеют место как процессы созревания последующих порций икры, так и резорбции пустых фолликулов.

Таким образом, V и VI стадии как бы перекрывают друг друга в течение довольно продолжительного периода. Во время последнего происходит рост овоцитов периода малого роста. Поэтому к концу резорбции последней порции пустых фолликулов значительная часть овоцитов малого роста уже переходит в фазу первоначального накопления желтка. Вследствие этого у некоторых рыб с растянутым икрометанием, например, у сазана, имеет место переход из VI стадии в III, минуя II стадию.

Конечно, такое наступление III стадии характерно только для особей уже нерестившихся. Для особей, впервые достигающих зрелости, III стадия наступает непосредственно за второй.

Заключение

Подводя итоги всему вышеизложенному, можно дать следующую общую схему созревания как отдельных овоцитов, так и всего яичника в целом.

При изучении развития и роста овоцитов необходимо обращать внимание на изменения последних в целом, т. е. оболочки, цитоплазмы и ядра. Только при этом условии можно установить определенные фазы развития овоцитов. До настоящего времени такого описания развития и роста овоцитов рыб не имелось. Даже в работе Франца [12], в общем, подробно описывающей развитие и рост овоцитов камбалы, отсутствует очень важная часть — описание развития оболочки.

На основании сравнительного изучения овоцитов различных рыб, можно установить следующие периоды и фазы развития и роста овоцитов.

Период синаптенного пути, охватывающий овоциты по диплотенную фазу включительно.

Период малого роста, охватывающий овоциты от диктиенной фазы до фазу однослойного фолликула включительно.

Период большого роста, охватывающий овоциты от фазы первоначального накопления желтка по фазу зрелого овоцита включительно.

Развитие овоцитов происходит постепенно, и фазы плавно переходят одна в другую.

Фазы периодов синаптенного пути и малого роста имеют весьма похожее строение у рыб, стоящих даже далеко в систематическом отношении; начиная же с периода большого роста, наблюдается значительное расхождение в структуре овоцитов, которое достигает максимума в зрелом овоците. Это вытекает из особенностей биологии размножения рыб и особенностей экологических условий, в которые попадает зрелый овоцит.

В созревании яичников рыб можно различать два процесса. Во-первых, созревание отдельных овоцитов и, во-вторых, созревание всего яичника в целом. Если в отношении развития отдельных овоцитов можно установить общую схему, которая отличается отдельными более или менее важными деталями, в особенности в поздних фазах развития, то в отношении созревания всего яичника в целом общей схемы устанавливать нельзя и приходится создавать несколько схем созревания в соответствии с особенностями биологии размножения тех или иных рыб. Это различие в типах созревания всего яичника в целом определяется, в основном, наличием в определенных стадиях зрелости яичников определенных овоцитов на разных фазах развития и в гораздо меньшей степени особенностями развития и роста отдельных овоцитов. Это различие в комплексе овоцитов в течение годичного цикла изменений яичника и определяет наступление каждой стадии зрелости последнего в определенные периоды года или вернее в определенные периоды жизненного цикла рыб, так как последние (т. е. периоды) могут не совпадать с годовой продолжительностью. Конечно, у неполовозрелых особей, достигающих половозрелости впервые, порядок наступления и продолжительность отдельных стадий протекают несколько иначе, чем у половозрелых рыб, уже нерестившихся. Эти различия, в основном, падают на протекание ранних стадий зрелости — I, II и начального периода III.

Обычное протекание наступления стадий зрелости может изменяться в зависимости от различных причин, в особенности экологических. В подтверждение этого можно сослаться на треску, воблу, культурного карпа, перевезенного на о. Яву. Косвенные указания имеются и при изучении опытов акклиматизации рыб, при которых последние попадают в иные экологические условия. Например, северные сиги, акклиматизировавшиеся в оз. Севан (Армения), стали нереститься на два года раньше, чем у себя на родине. Конечно, такое ускорение сроков достижения половозрелости должно очень сильно сказаться на процессах созревания яичников, в особенности на продолжительности протекания отдельных стадий. Ограничен-

ность размеров настоящей работы заставляет ограничиться этими примерами.

Для промысловых рыб СССР особый интерес представляет изучение единовременного и растянутого икрометания. Как было показано выше, для единовременного икрометания характерно отделение на определенной стадии зрелости яичника хорошо обособленной порции икры, которая должна быть выметана в ближайший нерест. Развитие и рост этой порции овоцитов протекают синхронно.

Для растянутого икрометания характерно одновременное созревание нескольких порций икры, которые будут выметаны в очередном нерестовом периоде. Таким образом, в данном случае отсутствует синхронность в развитии созревающих овоцитов.

Фиг. 17. Схема смены различных генераций овоцитов в яичнике рыб с единовременным икрометанием в течение годичного периода:
a) овоциты фаз синаптенного пути; b) овоциты фаз малого роста; c) овоциты фаз большого роста; d) пустые фолликулы.
Fig. 17. Schème du changement de différentes générations d'ovocytes dans l'ovaire de poissons à ponte ininterrompue durant une période annuelle

Наиболее важным периодом во всем цикле изменений половых желез рыб является период икрометания. Характерные черты последнего определяют процессы, протекающие в яичнике, и в особенности сроки наступления и продолжительности отдельных стадий зрелости. Икрометанием же определяются и сроки массового, основного появления новых генераций овоцитов, которое обычно наступает после окончания резорбции основной массы пустых фолликулов, хотя подготовление к появлению новых генераций овоцитов иногда имеет место, как это я показал в своей работе об окуне, еще в V стадии, что сказывается на изменении клеток герминативного эпителия.

Все это доказывает, что высказанные Уиллером [27] взгляды о созревании овоцитов в течение одного года, о ежегодном появлении новых генераций овоцитов из фолликулярного слоя и о дегенерации после нереста молодых овоцитов не соответствуют действительности и противоречат как моим наблюдениям над многими видами рыб, так и данным других авторов.

Наличие того или иного типа икрометания не всегда совпадает с систематическими отношениями рыб и стоит в связи с особенностями биологии размножения и экологическими условиями последнего. Например, едино-

Фиг. 18. Схема смены различных генераций овоцитов в яичнике рыб с растянутым икрометанием в течение годичного периода:
a) овоциты фаз синаптенного пути; b) овоциты фаз малого роста; c) овоциты фаз большого роста; d) пустые фолликулы.
Fig. 18. Schème du changement de différentes générations d'ovocytes dans l'ovaire de poissons à ponte prolongée durant une période annuelle

временное икрометание имеет место у окуня и воблы, т. е. видов, стоящих далеко в систематическом отношении, а у сазана имеется растянутое икрометание, хотя он систематически стоит и ближе к вобле, чем окунь. Как было уже указано, изменение условий нереста даже может в известной степени менять и характер икрометания. Скорее можно говорить о большом сходстве процессов созревания отдельных овоцитов у близких в систематическом отношении форм.

Ход изменения комплекса овоцитов при единовременном и порционном икрометаниях изображен на схематических фиг. 17 и 18. На них условными кружками изображены овоциты различных периодов роста, их нахождение в определенных стадиях зрелости яичников и распределение этих стадий в течение годичного периода. Эти схематические рисунки дают понятие только о качественном распределении различных овоцитов

по разным стадиям, причем масштабы в отношении размеров овоцитов, их количества и величины яичников не принимались во внимание.

На фиг. 17 видно отделение осенью одной порции овоцитов, которая и будет выметана весной. После выбрасывания зрелых овоцитов в яичнике остаются овоциты, характерные для яичников II стадии, и пустые фолликулы. После резорбции последних яичник переходит во вторую стадию.

На фиг. 18 видно отделение осенью порций овоцитов, которые должны участвовать в ближайшем икрометании. После первого выбрасывания икры остаются пустые фолликулы и еще две порции созревающих овоцитов. После второго выбрасывания икры остаются пустые фолликулы и одна порция созревающих овоцитов. После третьего выбрасывания икры остаются пустые фолликулы и овоциты, которые должны созреть к будущему году. После резорбции пустых фолликулов яичник переходит в III стадию, минуя вторую.

Изложенное выше разделение всего процесса созревания яичников на 6 стадий основано на изучении весненнемечущих рыб, достигающих зрелости в 3—4 года. Поэтому, по всей вероятности, оно не применимо для многих видов рыб, обладающих другими типами икрометания, например, достигающих половозрелости в течение очень продолжительного периода времени или мечущих икру не ежегодно.

Но для значительного количества видов рыб, мечущих икру весной, вышеприведенное описание процесса изменения яичника в течение годового цикла вполне применимо и может служить основой для составления детальных научно-промысловых шкал зрелости.

Выводы

1. В созревании овоцитов можно различить три периода: а) период синаптенного пути, охватывающий фазы от овогоний последних генераций по диплотенную фазу включительно; б) период малого роста, продолжающийся с диктиенной фазы по фазу однослойного фолликула; в) период большого роста, продолжающийся от фазы первоначального накопления желтка по фазу зрелого овоцита.

2. В развитии овоцитов различных рыб наибольшее сходство наблюдается у молодых овоцитов (до появления желтка). Различия в строении зрелых овоцитов стоят в зависимости от биологических и экологических условий икрометания.

3. Различия в типах созревания яичников объясняются преимущественно наличием в каждой стадии зрелости последних определенных овоцитов на разных фазах развития и в гораздо меньшей степени особенностями развития и роста овоцитов.

4. Созревание яичников рыб с весенним икрометанием, достигающих половозрелости в 3—4 года, можно разделить на 6 стадий.

5. У рыб с единовременным икрометанием, продолжающимся не свыше суток, имеется одна порция икры, выметываемая быстро. Яичники после VI стадии переходят во II стадию.

У рыб с растянутым икрометанием имеется несколько порций икры, выметываемой через некоторые промежутки времени. Яичник из VI стадии переходит в III стадию.

6. У рыб с весенним икрометанием, достигающих зрелости в 3—4 года, в зимний период яичник находится в IV стадии.

7. У рыб, обладающих единовременным икрометанием, в развитии и росте овоцитов, которые должны быть выметаны весной, начиная с осени, наблюдается синхронность, чего нет у рыб с растянутым икрометанием.

8. Для каждого периода жизненного цикла рыб характерна строго определенная стадия зрелости половых желез.

9. Особенности икрометания определяют все процессы созревания половых желез.

10. Тип икрометания определяется не столько систематическим родством отдельных видов рыб, сколько биологическими и экологическими особенностями их размножения.

В заключение выражаю искреннюю благодарность проф. Б. С. Ильину за ценные советы, Астрах. Гос. заповеднику в лице А. М. Ермолаева и В. И. Доброхотова за содействие по сбору материала, С. Н. Данилевскому, М. А. Головко и В. А. Анохину за сбор материалов, Е. С. Маниной и А. А. Постниковой за помощь в обработке большого количества яичников рыб.

Лаборатория промысловой ихтиологии
Всесоюзный научно-исследовательский
институт морского рыбного хозяйства
и океанографии
Москва

Поступило
25. I. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Вукотич Н. Н., К определению плодовитости сельдей из рода Caspialosa, Материал к познанию русского рыболовства, т. IV, вып. 6, СПБ, 1915.
[2] Киселевич, Инструкция для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астрах. ихтиологич. лаборатории, Астрахань, 1922.
[3] Киселевич, Плодовитость касп.-волж. сельдей. Тр. Астр. ихт. станции, т. V. вып. 1, 1923.
[4] Мейен В. А., Наблюдения над годичными изменениями яичника окуня (Perca fluviatilis L.), Русский зоолог. журнал, т. VII, 1927.
[5] Недошивин А. Я., Материалы по изучению Донского рыболовства, Тр. Аз.-черноморск. научн.-промышл. эксп., вып. 4, 1929.
[6] Филатов Д. П. и Дуплаков С. Н., Материалы к изучению рыб Аральского моря, Бюлл. среднеазиатск. гос. унив., вып. 14, 1926.
[7] Черфас Б. И., Сазан как объект прудового хозяйства, Рыбное хозяйство СССР, 3, 1933.
[8] Bènas J., La pratique de la carpiculture dans les étangs et rivières des environs de Bandoeng (Java), Comptes Rendus hebd. de sciences de l'Académie d'agriculture de France, 26, 1932.
[9] Broch H., Norwegische Heringsuntersuchungen während der Jahre 1904—1906, Bergens Museums Aarlog, 1, 1908.
[10] Champy C. et Gley P., Observations cytologiques sur les ovocytes des poissons et de quelques autres vertébrés, Arch. d'anat. microsc., т. XIX, 1923.
[11] Clark F. N., Maturity of the California Sardine (Sardina caerulea Walb), Contributions, Nr. 119 from Calif. Fish. Labor., Sacramento, 1934.
[12] Franz V., Die Eiproduktion der Scholle (Pleuronectes plat. L.). Wissen Meersunters., Abt. Helgol., Bd. 9, H. 1, 1909.
[13] Heincke T., Naturgeschichte der Heringe, B. II, 1898.
[14] Hibbard H. et Parat M., Nature et évolution des constituants cytoplasmiques de l'ovocyte de deux Téléostéens, Bul. d'histologie appliquée, t. V, 8, 1928.
[15] Hickling C. F., The natural history of the hake, Part III, Fishery Invest., Ser. II, v. XII, № 1, 1930.
[16] His W., Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen, Leipzig, 1873.
[17] Johansen A. C., On the summer and autumn spawning herings of the North-Sea, Meddelser fra kommissionen for Havandersogelser, Serie Fiskeri, B. VII, Nr. 5, 1924.
[18] Loewe, Über Neu- und Rückbildung in Ovaria vom Maifisch, Arch. mikr. Anat., Bd. 63, 1903.
[19] Maier H. N., Beiträge zur Alterbestimmung der Fische, Wiss. Meersunters., Abt. Helgoland, Bd. VIII, 1906.
[20] Maréchal J., Sur l'ovogenèse des sélaciens et quelques autres chordates, La Cellule, т. 24, 1907.
[21] Müller J., Über zahlreiche Porencanäle in der Eikapsel der Fische, Mueller's Arch., p. 186, 1854.
[22] Owsiannikow Ph., Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen, Mémoires de l'Ac. Imper. des Sciences de St.-Pétersbourg, VII série, t. XXXIII, Nr. 4, 1885.
[23] Poulsen E. M., Biological investigations upon the cod in Danish waters, Meddelser fra kommissionen for Danmarks Fiskeri, B. IX, № 1, 1931.
[24] Retzius G., Zur Kenntnis der Hüllen und besonders der Follikelepithels an den Eiern der Wirbelthiere, Biol. Unters. N. F. B., VIII, 1912.
[25] Schneider G., Die Clupeiden der Ostsee, Rapp. et procès-verbaux, v. IX, 1908.

[26] Sivertsen E., Torskens Gytning Medsaerlig henblick på dem ôrlige cyclus i generasjonsorganes tilstand, Repp. on Norweg. Fish and Marine Invest., v. IV, Nr. 10, 1935.
[27] Wheeler J. F. G., The growth of the egg in the Dab (Pleuronectes limandra L.), Quart. Journ. of Micr. Science, v. 68, p. IV, 1924.
[28] Winiwarter von H., Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères, Archives de biologie, т. 17, 1901.
[29] Wood H., Pre-spawning and spawning movements, Fishery boards for Scotland scientific invest., № 1, 1930.

V. MAYENNE. LE CYCLE ANNUEL DES CHANGEMENTS DE L'OVAIRE DES TÉLÉOSTÉENS

RÉSUMÉ

Les échelles des degrés de maturité des gonades des poissons, employées actuellement pour la description des changements subis par les gonades durant les différentes périodes de leur vie, ne sont pas assez précises, parce qu'elles ne sont basées que sur l'étude macroscopique. L'étude histologique des changements subis par les gonades durant l'année donne des résultats beaucoup plus précis, mais elle n'a été appliquée jusqu'ici qu'aux Pleuronectes platessa, Perca fluviatilis et partiellement au Gadus morrhua.

L'auteur a étudié les changements des gonades de poissons de différentes familles durant leur cycle annuel en appliquant la méthode histologique, et est arrivé aux conclusions suivantes:

1. Le processus de la maturation des ovocytes peut être divisé en trois périodes (fig. 1): a) période de la voie synapthène, qui comprend les ovocytes depuis les ovogonies des dernières générations jusqu'à la phase diplothène inclusivement (fig. 2); b) période de petite croissance, comprenant les ovocytes depuis la phase dictyéene jusqu'à la phase du follicule avec une couche de cellules (fig. 3, 4, 5, 6) inclusivement et c) période de grande croissance contenant les ovocytes depuis la phase du début de la vitellogenèse jusqu'à celle de l'ovocyte mûr (fig. 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13).

2. Dans le développement des ovocytes de différentes espèces de poissons, se trouvant en relations systématiques même éloignées, la plus grande ressemblance se manifeste à partir des premières phases jusqu'à celles du follicule à une couche inclusivement.

Cependant, à partir de la période de la grande croissance, c'est à dire depuis la phase du début de la vitellogenèse, cette différence devient de plus en plus marquée, atteignant le maximum dans l'ovocyte mûr. Ce fait peut être expliqué par l'accommodation du frai à certaines conditions écologiques.

3. Les différences dans le caractère de maturation des ovaires s'expliquent principalement par l'existence, dans les différents stades de maturité des ovaires, d'un complexe déterminé d'ovocytes dans les diverses phases de développement, et aussi dans une certaine mesure, mais beaucoup moindre par les particularités du développement et de la croissance des ovocytes mêmes.

4. La période de maturation des ovaires chez les poissons à ponte printanière qui atteignent la maturité sexuelle en 3—4 ans, peut être divisée en 6 stades. Le premier stade est caractérisé par la présence des ovocytes de la voie synapthène et de petite croissance jusqu'à la phase juvénile inclusivement (fig. 14). Le II-ème stade est caractérisé par l'ensemble de tous les ovocytes des périodes de la voie synapthène et de petite croissance (fig. 15). Le III-ème stade — par la présence des ovocytes des périodes de la voie synapthène, de petite croissance et de la phase du début de la vitellogenèse (fig. 16). Le IV-ème stade diffère chez les poissons à ponte ininterrompue (d'un seul jet) et les poissons à ponte prolongée.

Les premiers (fig. 17) dans le IV-ème stade possèdent les ovocytes de périodes de voie synapthène, de petite croissance et de la phase de l'ovocyte rempli de vitellus. Il n'existe pas de transition entre les jeunes ovocytes et ceux qui

atteignent la maturité au moment du frai. Chez les seconds le IV-me stade se caractérise par la maturation simultanée de plusieurs portions d'ovocytes pour le frai prochain. C'est pourquoi il existe au commencement de l'hiver une transition entre les ovules jeunes et murissantes appartenant à la phase de l'ovocyte rempli de vitellus, mais les ovules mûrissants, grâce à leur volume considérable, composent la partie prépondérante de l'ovaire.

Le V-ème stade de maturité des ovaires chez les poissons à ponte ininterrompue (fig. 18) est différent de celui (5-ème) des poissons à ponte prolongée (fig. 19). Les premiers ne possèdent que les ovocytes mûrs et un ensemble d'ovocytes appartenant à l'ovaire du II-ème stade de maturité. Les seconds possèdent: 1) quelques portions d'ovocytes destinées à être frayées pendant la ponte prochaine, 2) un ensemble d'ovocytes de l'ovaire du II-ème stade et enfin — comme résultat de la ponte de la première portion du frai — des follicules vides; par conséquent le V-ème stade de maturité des ovaires chez les poissons à ponte prolongée doit être subdivisé en plusieurs stades de moindre durée (sous-stades).

Le VI-ème stade de maturité des ovaires chez les poissons au frai ininterrompu est très distinct et se caractérise par la présence de l'ensemble d'ovocytes de l'ovaire du II-ème stade et de follicules vides (fig. 20). Le VI-ème stade de maturité des ovaires chez les poissons à ponte prolongés, est caractérisé par la présence des follicules vides, des ovocytes de la phase du début de la vitellogenèse et du complexe d'ovocytes comprenant les périodes de voie synapthène et de petite croissance.

5. Chez les poissons à ponte ininterrompue le VI-ème stade passe dans le II-ème (fig. 21) et chez ceux, ayant la ponte prolongée, — dans le III-ème stade (fig. 22).

6. Chez les poissons à ponte printanière, atteignant la maturité sexuelle en 3—4 ans, les ovaires se trouvent, pendant l'hiver, dans le IV-ème stade de maturité.

7. Chez les poissons à ponte ininterrompue on commence à observer, à partir de l'automne, un synchronisme dans le développement et la croissance des ovocytes destinés à être frayés au printemps, ce qui ne se manifeste point chez les poissons à ponte prolongée.

8. Chaque période du cycle vital des poissons est caractérisée par un stade de maturité des glandes sexuelles strictement défini.

9. Tous les processus de la maturation des glandes sexuelles sont déterminés par les particularités caractéristiques de la ponte.

10. Le caractère de la ponte n'est pas tant déterminé par la parenté systématique de différentes espèces de poissons, que par les particularités biologiques et écologiques du frai.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

Б. Г. НОВИКОВ

ПОЛОВОЙ ГОРМОН И ПРИЗНАКИ ПОЛА У *PERDIX PERDIX* L.

I. Введение

При изучении механики развития признаков пола у птиц ряд исследователей стал за последнее время уделять внимание расширению круга форм, подвергнутых экспериментальному исследованию. Хотя эта тенденция и не во всех случаях теоретически обоснована, она тем не менее способствовала накоплению новых данных. В результате экспериментальному анализу подверглись, кроме признаков полового диморфизма, признаки сезонного диморфизма и мономорфизма.

Следует отметить, что данные по механике развития признаков сезонного диморфизма имеются и для других классов позвоночных.

Так, установлено, что у ряда рыб развитие брачных признаков самца индуцируется гормоном семенника (Копеч, Ван Ордт, Глазер и Гемпель, Тозава). Аналогичные данные получены на амфибиях (Нусбаум, Гармс, Мейзенгеймер, Арон, Шампи и др.).

Наиболее обширный материал по зависимой от полового гормона дифференцировке признаков сезонного диморфизма получен, однако, на птицах. Так, исследования Ван Ордта [45, 47] на куликах *(Calidris canutus, Arenaria interpres, Philomachus pugnax)* заставляют предполагать детерминирующую роль гормонов семенника в развитии брачных признаков оперения. Кек [29] на *Passer domesticus,* Витши [49], Витши и Вудс [50], Новиков [5] на том же виде и *Fringilla coelebs* нашли, что брачная окраска клюва самцов индуцируется мужским половым гормоном. Летнее оперение селезня уток, по исследованиям Гудаля [21], Каваца [13, 14], Светозарова и Штрайха [7, 8], также детерминируется половым гормоном. Иной тип гормональной индукции в развитии брачных признаков в оперении был обнаружен Витши [51, 52] на *Pyromelana franciscana.* Автором было установлено, что удаление семенников не препятствует развитию брачных признаков в окраске оперения самца. Витши было высказано предположение, что периодичность проявления признаков сезонного диморфизма у этого вида должна быть связана с другими эндокринными железами, гормональная активность которых точно так же претерпевает сезонные изменения. В результате дальнейших исследований, действительно, оказалось, что такой железой является передняя доля гипофиза (гонадотропный гормон). У самца гонадотропный гормон непосредственно трансформирует зимнее оперение в брачное, тогда как у самок (в норме) его активность подавляется гормоном овариальных желез.

Независимая от полового гормона дифференцировка признаков сезонного диморфизма была описана Леви [31, 32] на *Vidua paradisea.*

Автор показал, что удаление половых желез у этого вида не влияет на сезонную перекраску клюва, хотя развитие этого признака и активность половых желез по времени совпадают.

Изложенные данные показывают, что признаки сезонного диморфизма

индуцируются гормонами эндокринных желез, физиологическая активность которых подвержена сезонным изменениям.

У большинства исследованных видов регулятором в развитии признаков сезонного диморфизма является гормон половых желез. В некоторых случаях морфогенетическая корреляция с гонадами нарушается, и связь устанавливается, повидимому, с гормонами других эндокринных желез.

В связи с изучением сезонного диморфизма возникает вопрос о характере морфогенеза сезонных признаков мономорфизма, т. е. того случая, когда у обоих полов возникают одинаковые брачные признаки. На обыкновенной чайке *(Larus ridibundus)* Ван Ордт и Юнг [46] установили, что развитие таких признаков „сезонного мономорфизма", как каштановая окраска головы, окраска клюва и ног, детерминируется гормоном половых желез. Опыты, правда, поставлены пока только на самцах, самки, к сожалению еще не исследованы.

В опытах на вьюрке *(Fringilla montifringilla,* Новиков*)* удалось установить, что при гонадектомии сезонная перекраска клюва тормозится как у самца, так и у самки.

Таким образом, развитие признаков сезонного мономорфизма также обусловливается гормонами половых желез, хотя характер их влияния, в силу проявления одних признаков у обоих полов, остается пока неясным.

Возникает, в частности, вопрос, связана ли реализация одинаковых сезонных признаков у обоих полов с одним гормоном, или же, быть может, имеет место такое положение, что ткани самки способны реагировать только на овариальный, а ткани самца на тестикулярный гормон?

Развитие признаков сезонного мономорфизма, как и в некоторых случаях сезонного диморфизма, иногда, повидимому, не связано с секрецией половых желез. Так, полученные нами (Новиков, 1938) предварительные данные по сезонным изменениям оперения у *Lagopus lagopus* указывают на независимость от половых желез. Можно предполагать, что развитие сезонных типов оперения у *Lagopus lagopus,* как и у *Pyromelana franciscana,* обусловливается гормонами других эндокринных желез.

В отличие от сезонного, признаки постоянного полового диморфизма характеризуются тем, что, появившись к моменту половой зрелости, в дальнейшем они не подвергаются существенным изменениям.

Исследование развития этих признаков у птиц было начато еще Бертхольдом [9]. Детальные и планомерные исследования в этом направлении осуществлены однако значительно позднее Гудалем [21], Пезаром [42, 43], М. Завадовским [1], Гоинвудом [23], Домом [20], Шампи [15], Джун [26, 27] и мн. др.

Результатом этих исследований было установление того факта, что признаки постоянного полового диморфизма у ряда птиц индуцируются гормонами половых желез. Так, например, развитие самочьего типа оперения у кур, уток и фазанов обусловливается женским половым гормоном. При овариотомии у самок этих видов всегда развивается „нейтральный", близкий к самцовому перьевой наряд. При трансплантации яичника или инъекции женского полового гормона, напротив, имеет место развитие самочьего оперения. Дальнейшие исследования, однако, показали, что полученные на перечисленных видах данные по зависимой от полового гормона дифференцировке постоянных вторично половых признаков не могут быть экстраполированы на всех птиц. Действительно, у *Passer domesticus* (Новиков [41], Кек [29]), *Pyrrhula pyrrhula, Loxia curvirostra, Fringilla coelebs* (Новиков [2–5]) и *Euphagus cyanocephalus* (Данфорс и Прис [18]) развитие признаков постоянного диморфизма в оперении не контролировалось гормонами половых желез. Ранее нами (Новиков [2]) было высказано предположение, что отсутствие гормональной индукции при развитии признаков полового диморфизма у перечисленных видов воробьиных следует связать с наличием у близких форм *(Carduelis carduelis, Passer montanus* и др.*)* мономорфизма самцового типа, достигаемого, очевидно,

путем перехода признаков самца на самку. Этот мономорфизм следует обозначить вторичным, поскольку возникают видовые признаки, ранее развитые только у одного пола. Этот переход признаков самца на самку в большинстве случаев, очевидно, бывает связан с утерей детерминирующей роли гормона половых желез.

Такое заключение подтверждается рядом экспериментальных данных, полученных, в частности, на млекопитающих. У благородного оленя *(Cervus elaphus)* рога развиты только у самца, тогда как у северного оленя *(Rangifer tarandus)* — у обоих полов. Опыты кастрации (Тандлер, Тандлер и Гросс, Котом, Голдлик и др.) показали, что развитие рогов у благородного оленя определяется мужским половым гормоном, тогда как у северного оленя оно протекает независимо от гонад. На аналогичный случай утери корреляции развития рогов с семенником у овец указывал еще Дарвин [19].

Взаимоотношение между половым гормоном и формированием признаков вторичного мономорфизма у птиц исследовано в одной из работ Каридруа и Ренье [11, 12]. Они изучали формообразование так называемого „зеркальца" на крыле у уток, которое у одних видов развито, как известно, только у самца *(Anas auita, A. peclope)*, у других (в частности, у кряквы и у домашних уток дикой окраски) — у обоих полов. Периодически выщипывая образующие „зеркальце" второстепенные маховые и наблюдая за окраской вновь отрастающих перьев, Каридруа и Ренье показали, что мономорфизм „зеркальца" у руанов связан с более низким порогом чувствительности сосочков этих перьев по отношению к действию овариального гормона. Ввиду этого, при относительно низкой активности яичника в период естественной линьки, „зеркальце" развивается и у самок.

Из изложенных данных вытекает, что каждая группа признаков пола в своем морфогенезе характеризуется особым отношением к половым гормонам. На основании экспериментальных данных по развитию признаков диморфизма и вторичного мономорфизма, можно сделать допущение, что переход признаков самца на самку, иными словами, половых в видовые, может быть связан с потерей морфогенетической корреляции с половым гормоном. Это освобождение реагирующей ткани от контролирующего влияния половых гормонов в ряде случаев происходило, видимо, за счет повышения порога их чувствительности. Однако экспериментальные данные, подтверждающие справедливость этой точки зрения, пока крайне ограничены.

При разборе проблемы трансформации детерминационного процесса в развитии признаков пола в связи с их эволюцией большое значение имеет проведение экспериментальных исследований на таких формах, которые характеризовались бы промежуточным положением того или иного полового признака. Еще более интересно изучение таких форм, у которых одновременно представлены признаки различных категорий. В связи с этим нами было предпринято исследование по механике развития признаков пола у серой куропатки *(Perdix perdix* L.*)*. Этот вид интересен в том отношении, что, наряду с признаками постоянного и сезонного полового диморфизма, у него развиты признаки частичного и полного (как бы „завершенного") вторичного мономорфизма.

Признаком сезонного диморфизма у куропатки является периодически изменяющееся в размерах и окраске голое поле кожи около глаз у самца; признаки постоянного диморфизма выражены в окраске перьев кроющих крыла.

Признаком частичного мономорфизма является бурое подковообразное пятно на нижней стороне туловища, имеющееся у обоих полов, но развитое у самок, в среднем, несколько меньше, чем у самца (в отдельных случаях оно у них совершенно отсутствует). Произведенный нами просмотр материала Зоологического музея Академии Наук и Московского университета показал, что в размерах бурого пятна у самцов значительных

индивидуальных отклонений нет, тогда как у самок степень развития этого признака сильно вариирует. У некоторых самок пятно совершенно не развито, тогда как у других (в небольшом проценте случаев) оно развито так же, как и у самца. Таким образом, перед нами несомненный случай частичного мономорфизма, при этом самцового типа, который следует толковать как незавершенный переход признаков самца на самку.

Признаки „завершенного" мономорфизма представлены в окраске оперения некоторых птерилий, совершенно тождественной у обоих полов.

Мы имеем в виду пепельно-серую, струйчатую окраску оперения шеи, зоба и боков, развивающуюся у обоих полов после ювенальной линьки.

Таким образом, на серой куропатке имеется возможность проследить постепенный переход признаков самца на самку.

Возникает вопрос, в силу каких причин возможно формирование признаков самца у самки серой куропатки? Поскольку у близких видов (фазаны) контроль в развитии признаков полового диморфизма осуществляется половым гормоном (Пезар, Завадовский, Шампи), можно предположить, что переход к мономорфизму у куропатки был связан с постепенным повышением порога чувствительности тканей самки на овариальный гормон.

Если эволюция шла действительно этим путем, эксперименты должны показать, с одной стороны, наличие различных порогов чувствительности отдельных тканей, а с другой — возможность достижения порогов тех тканей, которые в норме уже не реагируют на половой гормон. В частности, встает задача, воздействуя высокими концентрациями половых гормонов, затормозить развитие самцовых признаков у самок, возвратив тем самым окраску оперения к первичной диморфной стадии.

В целях проверки высказанного предположения были проведены опыты кастрации, инъекции полового гормона и получения новых генераций оперения в периоды различной функции гонад.

Результаты экспериментальных исследований по анализу развития признаков пола у серой куропатки будут изложены по нижеследующему плану: 1) сезонный диморфизм, 2) постоянный половой диморфизм, 3) частичный мономорфизм, 4) полный („завершенный") вторичный мономорфизм.

II. Материал и метод

Ювенальное оперение серых куропаток у обоих полов сходно и характеризуется однообразной „примитивной" окраской. Перья шеи охристо-бурые со светлой наствольной и поперечными полосами. Поперечная полосатость особенно хорошо выражена на перьях, расположенных ближе к туловищу. Перья низа — буроватые со светлыми наствольными полосами и поперечными пятнами. Перья спины — буроватые; крыловые — темно-бурые со светлой наствольной и поперечными полосами. Рулевые перья охристого цвета, маховые — окрашены в светлобурую окраску со светлыми поперечными пятнами.

После ювенальной линьки развивается дефинитивное оперение, которое приобретает ряд характерных особенностей. У самца бока головы и горла становятся охристого цвета. Общая окраска верха шеи, груди и боков пепельно-серая с темными поперечными волнистыми струйками; перья передней части спины ржавчатые, с буроватыми поперечными полосами; плечевые и кроющие крыла с ржавчатыми пятнами и продольными светлыми полосками; на боках широкие ржавчатые полосы. Брюхо и подхвостье белое с сероватыми пестринами и большим ржавчато-бурым подковообразным пятном посредине. Оперение самки, в общем, сходно с самцом и отличается лишь окраской оперения крыла и незначительной возрастной изменчивостью окраски перьев задней стороны шеи. Мелкие кроющие перья крыла у самки точно так же, как и у молодых птиц, имеют темнобурую окраску со светлой охристой наствольной и поперечными

полосами. У молодых самок пепельно-серое струйчатое оперение задней стороны шеи (особенно ближе к туловищу) после ювенальной линьки не всегда развивается и тогда окрашено в темнобурый цвет с продольной и поперечными светлыми полосами. Размеры ржавчато-бурого подковообразного пятна на брюхе у самок, как уже указывалось, сильно вариируют. У небольшого процента птиц (5—10%) этот признак совершенно отсутствует. Большая часть может быть распределена в ряд постепенного возрастания размеров пятна; у части особей (10—15%) рыжее пятно развито так же хорошо, как и у самцов. Как уже указано, помимо оперения, различие между полами проявляется в голом поле около глаз. Как у самца, так и у самки небольшой участок кожи около глаз лишен перьев и имеет в зимнее время слегка бугорчатую поверхность и светлокрасную окраску. У самок окраска выражена значительно слабее, чем у самца. С наступлением сезонной гипертрофии гонад голое поле у самцов приобретает яркокрасную окраску, а отдельные бугорки вырастают в небольшие сосочки (до 1—2 мм). У самок сезонные изменения в голом поле практически отсутствуют.

Эксперименты проводились на серых куропатках *(Perdix perdix)*, вывезенных с Южного Урала в сезоны 1937 и 1938 гг. В течение всего периода наблюдений птицы содержались в больших закрытых выгулах и получали зерновой рацион, состоящий из смеси пшеницы, овса, гороха; к нему добавлялись овощи, рыбий жир и зелень. Часть материала подвергалась кастрации. Операции были произведены в первых числах января и в конце февраля месяца. К этому моменту сезонная гипертрофия половых желез еще не имеет места, вследствие чего экстирпация гонад не представляла затруднений. У всех опытных и контрольных птиц оперение частично ощипывалось в следующие сроки: в январе, феврале, марте, мае, июне, июле и октябре.

Характер пигментации регенерировавших перьев всегда точно учитывался, равно как и состояние голого поля кожи около глаз.

В конце наблюдений все опытные птицы вскрывались, и область расположения половых желез исследовалась на сериальных срезах, с целью определить полноту удаления гонад. Яйцеводы опытных и контрольных птиц взвешивались и в отдельных случаях фиксировались. Характер пигментации новых генераций перьев изучался макро- и микроскопически. 30 самцов и 35 самок были распределены на следующие пять серий: 1) кастрированные самки; 2) нормальные самки; 3) кастрированные самцы. 4) нормальные самцы; 5) кастрированные и нормальные самцы и самки. получившие инъекции полового гормона.

III. Экспериментальная часть

1. Развитие признаков сезонного диморфизма

Сезонный диморфизм у *Perdix perdix* проявляется в голом поле кожи около глаз. У самца в зимнее время этот участок кожи имеет бледнокрасную окраску и слегка бугорчатую поверхность. Весной, с наступлением сезонного развития гонад, красная окраска постепенно усиливается, а бугорки вырастают в сосочки до 1—2 мм. С наступлением редукции семенников этот признак претерпевает обратное развитие. У самок заметных сезонных изменений в голом поле кожи около глаз не происходит. Изучение роли полового гормона в развитии этого признака сезонного диморфизма проведено на нормальных и кастрированных самцах. К моменту операции (конец февраля) у части птиц сезонное изменение в окраске и величине бугорков было уже налицо. Спустя несколько дней после операции, у всех кастрированных самцов было обнаружено торможение в развитии этого брачного признака. Через 25—30 дней после операции сосочки и красная окраска кожи около глаз почти полностью исчезли.

С этого момента кастрированные самцы по этому признаку стали напоминать самок. Аналогичный результат был получен и на самцах, семенники которых были удалены в январе месяце. У контрольных нормальных самцов, напротив, этот признак сезонного диморфизма полностью развился. Сопоставление результатов, полученных на нормальных и кастрированных самцах, показывает, что признак сезонного диморфизма у *Perdix perdix*, как и у других птиц, индуцируется тестикулярным гормоном.

Развитие признаков постоянного полового диморфизма

Постоянный половой диморфизм в оперении серой куропатки проявляется в окраске мелких кроющих перьев крыла. У самцов эти перья имеют бурую окраску со светлыми наствольными полосами и большими охристыми пятнами (фиг. 15, е), тогда как у самок отсутствуют охристые пятна и хорошо развиты светлоохристые поперечные полосы (фиг. 14, е). Установление зависимости развития этого признака от женского полового гормона было произведено опытами кастрации самок и инъекции овариального гормона самцам и кастрированным самкам. Наблюдения за развитием этого признака при овариотомии были проведены на 15 полнокастрированных самках. В результате было установлено, что перья новой генерации, развивавшиеся у этих птиц после ощипываний и естественной линьки, имели всегда самцовый рисунок. Поперечные полосы заменялись охристыми пятнами (фиг. 16, е). Напротив, у неполнокастрированных самок, при наличии даже очень маленьких кусочков овариальной ткани, как и у контрольных, изменений в развитии этого признака не наблюдалось. У кастрированных и нормальных самцов развивался типичный самцовый рисунок (фиг. 17, е).

При введении женского полового гормона овариотомированным птицам (дозы от 500 до 1500 М. Е. ежедневно) всегда наблюдалось восстановление нормального самочьего типа окраски перьев этой птерилии. У нормальных и кастрированных самцов под воздействием овариального гормона (дозы от 500 до 1500 М. Е.) также всегда наблюдалась трансформация самцового рисунка в самочий (фиг. 20, е).

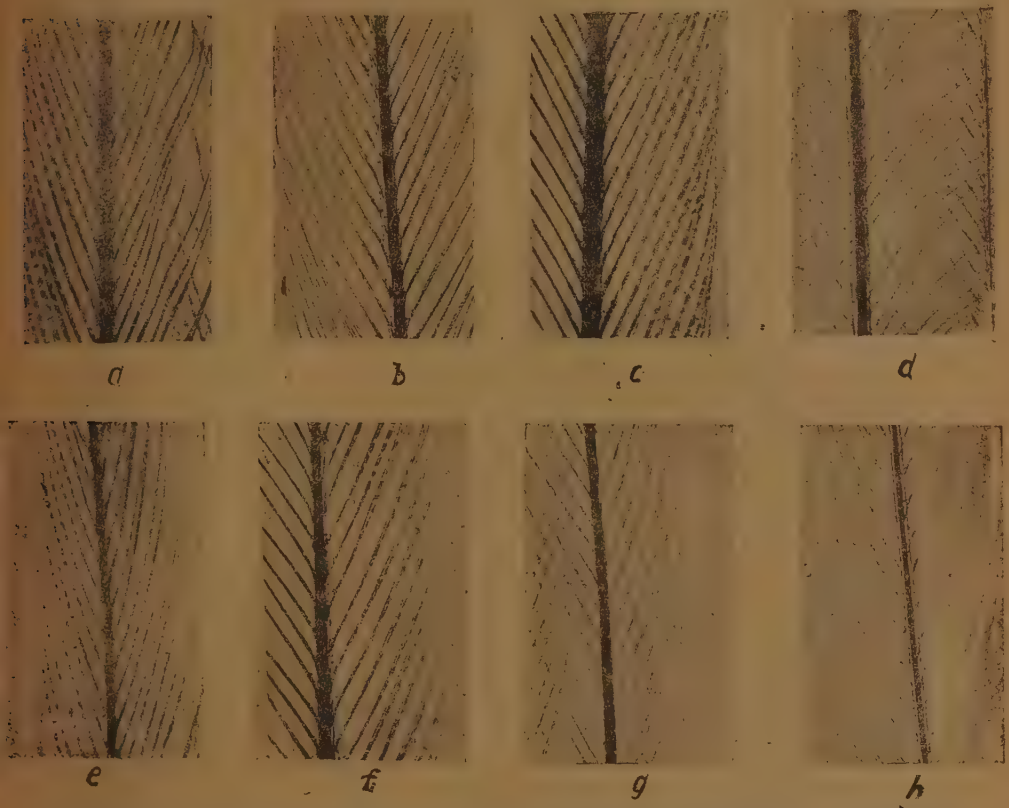
Таким образом, самцовый тип рисунка кроющих крыла является независимым от полового гормона, тогда как самочий рисунок этих перьев индуцируется овариальным гормоном.

Развитие признаков частичного мономорфизма

а) Кастрированные самки. Опыты овариотомии были проведены на 15 птицах. У четырех из них подковообразное пятно на нижней стороне тела отсутствовало, тогда как у 11 других птиц этот признак был развит; три самки по размерам бурого пятна напоминали самцов. Операции овариотомии были произведены в два срока — в первых числах января и в конце февраля месяца. У всех птиц оперение, содержащее подковообразное пятно, справа от средней линии ощипывалось, левая сторона служила контролем. Ощипывание было произведено несколько раз: в январе, феврале, марте, мае, июне, июле и октябре. Наблюдения за характером пигментации были произведены также и на перьях, развившихся после естественной линьки. Макро- и микроскопическое исследование области расположения гонад в конце опытов показало, что во всех случаях удалась полная экстирпация яичников. У трех самок при контрольных вскрытиях (июль месяц) в области расположения гонад слева были обнаружены и удалены остатки яичника. Развитие правой гонады ни в одном случае не наблюдалось (то же самое было отмечено другими авторами при кастрации фазанов).

Через месяц после каждого ощипывания у всех птиц удаленное опе-

рение полностью восстанавливалось. В результате изучения новых генераций оперения, независимо от сроков ощипывания, было установлено, что у тех птиц, у которых бурое подковообразное пятно до опыта было хорошо развито, удаление яичника не оказало никакого влияния на его



Фиг. 8. Микрофотографии перьев, взятых из области расположения бурого подковообразного пятна: a) перо самки; b) перо самки, у которой бурое подковообразное пятно совершенно не развито; c) перо „опытной" стороны овариотомированной самки; d) перо нормальной самки, развившееся в период повышенной функции яичника; e) перо „опытной" стороны кастрированного самца; f) перо „опытной" стороны нормального самца, развившееся в период повышенной функции семенника (верхняя зона); g) то же, что и на фиг. 8,f (нижняя зона); h) перо кастрированного самца, развившееся под воздействием инъекций фолликулина

Fig. 8. Photomicrographs of feathers taken from the region of the brown, horseshoe-shaped spot: a) feather of a female; b) feather of a female in which the brown, horseshoe-shaped spot was absent; c) feather from the „experimental" side of an ovariectomized female; d) feather of normal female; developed during a period of increased activity of the ovaries; e) feather from the „experimental" side of a castrated male; f) feather from the „experimental" side of a normal male; developed during a period of increased activity of the testes (upper zone); g) the same as (f) — lower zone; h) feather from castrated male; developed under the effect of injection of folliculine

размеры. Они были одинаковы как на правой, „опытной", так и на левой — „контрольной" стороне (фиг. 1). Как показало микроскопическое исследование, характер пигментов в регенерировавших перьях не изменился (бурая окраска, как у самок, так и у самцов, обусловливается наличием в бородках второго порядка контурной зоны пера гранулярного пигмента, расположенного четкообразно). На фиг. 8,c приведена микрофотография перьев самочки, изображенной на фиг. 1.

В случаях полного отсутствия или слабого развития бурого пятна, после овариотомии на новой генерации перьев обнаружена тенденция к увеличению пигментированной зоны (фиг. 2). Однако ни у одной из овариотомированных самок, не имевших до операции полного развития пятна, его размеры не увеличивались до размеров, характерных для самца. Исследования перьев, развившихся за период естественной линьки (август — сентябрь), дали, в общем, сходный результат.

b) Нормальные самки. Эта серия состояла из 16 особей. Вариации в размерах пятна такие же, как и в предыдущей серии. Оперение правой стороны брюха было удалено в следующие сроки: в январе, феврале, марте, мае, июне, июле и октябре. Контрольные вскрытия, произведенные на части птиц, через несколько дней после каждого ощипывания показали, что зимой и осенью (январь, февраль, октябрь) яичник находился в состоянии покоя. Однако уже в марте месяце на всех вскрытых птицах были обнаружены значительное увеличение яичников и гипертрофия яйцеводов. Максимальное развитие яичников было констатировано в мае и июне (фолликулы 7—10 мм). В это время в отдельных случаях имела место овуляция. Через месяц после ощипывания, как и у всех кастрированных птиц, удаленные перья полностью развивались.

У птиц с хорошо развитым подковообразным пятном окраска новой генерации оперения, развивающегося осенью и зимой, не отличалась от исходной: размеры пятна на правой „опытной" стороне сохранились такие же, как и на противоположной „контрольной" стороне (фиг. 3). У самок со слабым развитием этого признака в январе и октябре месяце наблюдалась слабая тенденция к увеличению зоны пигментированных перьев. Аналогичный результат был получен и при изучении перьев, развившихся после естественной линьки.

Иной результат был получен при удалении оперения в период повышенной функции яичника (март — июль). Независимо от степени развития бурого пятна до ощипывания, регенерировавшие перья всегда были лишены бурых пигментов и имели серовато-бурую окраску, как и в случаях отсутствия пятна (фиг. 4). Микроскопическое исследование показало полное отсутствие пигментов в бородках новых перьев (фиг. 8). Единственное исключение составила самка № 34, которая до опыта по размерам бурого пятна не отличалась от самца. У этой птицы торможение в развитии пятна было неполным, и расположенные ближе к голове перья сохранили бурые пигменты. При вскрытии обнаружилось, что яичники и яйцевод у этой самки были значительно меньших размеров, чем у других самок. Очевидно, неполное торможение развития пятна было связано с более[1] низким уровнем гормональной активности яичника.

Обе описанные серии опытов на самках в совокупности показывают, что высокая гормональная функция яичника тормозит развитие самцового признака бурого пятна на нижней стороне туловища; овариотомия действует в обратном направлении.

c) Кастрированные самцы. Операции были проведены на 12 самцах в те же сроки, что и на самках. При вскрытиях в конце опыта полное удаление гонад было констатировано у всех 12 птиц. Содержащее бурое подковообразное пятно оперение нижней стороны брюха удалялось в те же сроки, что и в предыдущих сериях. После ощипываний, независимо от их сроков, каких-либо изменений в характере пигментации регенерировавших перьев не было обнаружено. У всех кастрированных самцов размеры бурого пятна на „опытной стороне" были такими же, как и на „контрольной" стороне (см. фиг. 5 и 8, e). То же самое имело место и на перьях, развившихся после естественной линьки.

d) Нормальные самцы. Серия состояла из 14 птиц. Даты ощипы-

[1] Характерно, что по рисунку мелких кроющих перьев крыла эта птица почти не отличалась от самца.

вания те же, что и в предыдущих случаях. Периодические вскрытия части самцов показали несколько более раннее наступление сезонной гипертрофии гонад, чем у самок. Зимой и осенью семенники находились в состоянии покоя и весили в среднем 15—20 мг каждый. Значительное увеличение размеров половых желез было обнаружено в марте месяце. В это время масса тестикулярной ткани возрастала в среднем в 10—15 раз.

В окраске новой генерации перьев, развившихся в период низкой активности семенников, никаких изменений не наблюдалось. Весной и летом, в период высокой половой функции, напротив, размеры бурого пятна на „опытной" стороне во всех случаях несколько уменьшались (фиг. 6). Недоразвитие бурых пигментов было выражено резче на перьях, расположенных ближе к хвосту. Вследствие отсутствия гранулярного пигмента в бородках 2-го порядка (фиг. 8), эти перья имели типичную самочью окраску. Характерно, что у нормальных самок процесс расширения пигментированной зоны на перьях брюха идет в обратном направлении: спереди назад. Очевидно, в данном случае мы имели дело с явлением частичной феминизации оперения, обусловленной высокой гормональной активностью семенников. Направление же депигментации указывает на наличие различной чувствительности перьевых сосочков этой птерилии к действию полового гормона (чувствительность возрастает от головы к хвосту).

е) Самцы и самки, получавшие инъекции полового гормона. Опытами ощипывания было доказано, что у нормальных самок в период повышенной функции яичников самцовый признак окраски оперения нижней стороны тела не развивается. Вывод о том, что это явление действительно, зависит от женского полового гормона, был дополнительно проверен путем инъекций полового гормона кастрированным и нормальным самцам и самкам. Опыты на кастрированных самцах и самках были проведены в летнее время, на нормальных, напротив, — осенью, когда торможение в развитии бурого пятна не имеет места.

Всего под опытами было 12 птиц: 3 нормальных самца, 3 кастрированных самца, 2 кастрированных самки и 4 нормальных самки. У всех подопытных самок подковообразное бурое пятно было хорошо развито. Всем птицам вводился масляный раствор кристаллического фолликулина в дозах от 300 до 1000 М. Е. ежедневно. За день до начала инъекций у всех птиц удалялось содержащее бурое подковообразное пятно оперение нижней стороны туловища (по одну сторону от средней линии). Контролем служили птицы из серий *a*, *b*, *c* и *d*. Опыты были прекращены, когда на регенерировавших перьях развернулись опахала.

В зависимости от доз и сроков инъекций, весь материал был разбит на ряд серий (табл. 1).

Таблица 1

Распределение птиц на серии в опытах инъекций фолликулина

№№ серий	Количество птиц	Доза, в М. Е.	Продолжительность воздействия (в днях)	Время опытов
1. Самцы кастрированные	1	300	15	Май
2. „ „	2	1000	15	„
3. Самки „	2	500	15	„
4. Самцы нормальные	2	500	15	Сентябрь
5. „ „	1	1000	15	„
6. Самки „	2	500	15	„
7. „ „	2	1000	15	„

Исследование новой генерации перьев, развившихся под воздействием инъекций женского полового гормона, показало полное торможение развития бурых пигментов у самцов двух первых серий. Независимо от вели-

чины доз, перья брюха этих птиц имели светлую самочью окраску (фиг. 7 и 8). Положительный результат инъекций был получен и на кастрированных самках (серия 3). У этих птиц, как и у самцов, развитие бурого пятна на нижней стороне туловища не имело места, тогда как у контрольных кастрированных самок изменений в его размерах не наблюдалось. В сериях 4, 5, 6 и 7 инъекции фолликулина, произведенные в сентябре, дали тот же результат. У кастрированных и нормальных птиц этих серий имело место полное торможение развития бурых пигментов в соответствующих перьях брюха. Исключение составил самец № 70 (серия 1), получивший инъекции фолликулина в количестве 300 М. Е. У этой птицы не наступило полного торможения развития бурого подковообразного пятна: в нескольких перьях, расположенных ближе к голове, бурые пигменты сохранились.

Опыты инъекции половых гормонов показывают, таким образом, что, независимо от времени года, дозы от 500 до 1000 М. Е. фолликулина дают положительный результат на нормальных и кастрированных птицах обоих полов. Дозы в 300 М. Е. не достигают порога чувствительности перьевых сосочков всей птерилии, вследствие чего процесс пигментации перьев, расположенных ближе к голове, не нарушается. Данные этой группы опытов показывают, что торможение в развитии признаков частичного мономорфизма, наблюдавшееся при ощипывании в период высокой функции яичников, может быть достигнуто инъекциями половых гормонов кастрированным и нормальным самкам в период низкой активности. То же самое может быть получено и при введении женского полового гормона самцам. Следовательно, описанный факт торможения признаков самца, частично перешедшего на самку, действительно следует связать с действием высоких концентраций женского полового гормона.

На основании совокупности данных, полученных при изучении признаков постоянного полового диморфизма и частичного мономорфизма, необходимо сделать некоторые сопоставления о характере реакции этих признаков на половой гормон. Опытами кастрации и инъекции полового гормона было показано зависимое от овариального гормона развитие признаков постоянного полового диморфизма. Интересно отметить, что при ощипывании нормальных самок, независимо от сроков, никогда не наблюдалась трансформация самочьего рисунка в самцовый. Эти опыты указывают на то, что ткани, образующие признак постоянного полового диморфизма, имеют такой порог чувствительности, который в норме может быть достигнут даже минимальными количествами находящегося в организме полового гормона (осень—зима). Напротив, ткани, образующие признак частичного мономорфизма, как показали опыты ощипываний, способны реагировать только на относительно более высокие концентрации гормона. Этот вывод подтверждают также опыты с инъекциями малых доз овариального гормона. В этих случаях наблюдалась полная трансформация самцовых признаков окраски мелких перьев кроющих крыла и неполное подавление развития бурого пятна. У неполнокастрированных самок, как уже отмечалось выше, степень реакции отдельных признаков была точно так же связана с количеством оставшейся овариальной ткани. Независимо от количества оставшейся ткани яичника, признаки полового диморфизма всегда развивались нормально, тогда как торможение в развитии бурого пятна (лето) наступало лишь в тех случаях, когда регенераты яичника были большими.

Произведенные сопоставления показывают, что признаки постоянного полового диморфизма имеют относительно более низкий порог реакции на половой гормон, чем признаки частичного мономорфизма. Перьевые сосочки, образующие бурое подковообразное пятно, имеют, в свою очередь, дифференциальные пороги в зависимости от их топографического положения. Зачатки перьев, расположенные ближе к хвосту, т. е. т перьевые сосочки, самцовые пигменты в которых у самок образуются на более

поздних этапах онтогенеза, обладают более низким порогом чувствительности к половому гормону.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что частичный переход признаков самца на самку был связан с повышением порога чувствительности тканей самки на овариальный гормон. Эти данные, однако, еще недостаточны, чтобы дать исчерпывающее объяснение механизму перехода признаков самца на самку. В частности, остается недостаточно выясненным вопрос, почему у самок со слабым проявлением или полным отсутствием ржавчатобурого подковообразного пятна после овариотомии этот признак не развивается до самцовых размеров. Можно предположить, что возможность полной реализации самцовых потенций у самок требует наличия дополнительных факторов. К этим причинам необходимо отнести, прежде всего, фактор возраста. Это предположение, однако, не противоречит основному выводу, что реализация уже образованных самцовых потенций у самок обеспечивается усиливающейся эмансипацией тканей от полового гормона.

Развитие признаков („завершенного") вторичного мономорфизма

К признакам мономорфизма у серых куропаток, которые можно рассматривать как показатель его завершения, мы относим окраску оперения горла, шеи, зоба, щек, боков и спины, которая после ювенальной линьки развита в равной мере у обоих полов. Поскольку реализация признаков частичного мономорфизма осуществляется за счет повышения порога чувствительности тканей самки на овариальный гормон, естественно предположить, что полный переход признаков самца на самку связан с еще более возросшим порогом чувствительности этих признаков на женский половой гормон. В результате, имеющееся в организме в период естественной линьки количество овариального гормона не достигает порога чувствительности тканей, т. е. перьевых зачатков, образующих эти признаки.

Если высказанное предположение справедливо, следует ожидать, что при воздействии высоких доз овариального гормона признаки вторичного мономорфизма можно трансформировать в признаки, более характерные для самок.

На основе этой гипотезы были проведены опыты получения новых генераций перьев, образующих признаки вторичного мономорфизма. Ощипыванию подвергались нормальные и кастрированные птицы в следующие сроки: в январе, феврале, марте, мае, июне, июле и октябре. Удалялись перья в области горла, щек, шеи, зоба, боков, спины, хвоста и крыла. Окраска новой генерации перьев изучалась макроскопически. Результаты, полученные при ощипывании, дополнительно были проверены опытами инъекции женского полового гормона нормальным и кастрированным птицам обоего пола.

Описание результатов наблюдений будет дано ниже в том же плане, что и в предыдущем разделе.

а) Кастрированные самки. В этой серии было взято 16 кастрированных самок. У всех птиц перья горла, щек, шеи, зоба, боков, спины и других птерилий были удалены в указанные выше сроки. В каждой серии ощипываний было использовано от 3 до 7 птиц. В результате изучения окраски новых генераций перьев было установлено, что у всех полнокастрированных самок, независимо от сроков ощипывания, развитие признаков вторичного мономорфизма протекало нормально (фиг. 16). Аналогичный результат был получен при изучении окраски оперения, развившегося после естественной линьки. Исключение составили две неполнокастрированные самки, которые были взяты в опыт в мае месяце. На регенерированных перьях этих птиц были обнаружены отклонения от

нормального типа пигментации. У самки № 51 пепельно-серые струйчатые перья задней стороны шеи были трансформированы в перья темной окраски со светлой наствольной и поперечными полосами. Характерно, что рисунок этих перьев сходен с рисунком соответствующих перьев нормальных самок после ювенальной линьки. У самки № 45, наряду с модификацией окраски перьев задней стороны шеи, обнаружены изменения и в пигментации перьев других птерилий. Пепельно-серая струйчатая окраска перьев бока с широкой поперечной полосой заменялась темной окраской со светло-охристыми поперечными пятнами. Перья спины приобретали темную окраску со светлой поперечной полосой. Во время контрольных вскрытий у этих птиц были обнаружены большие участки регенерировавшего яичника с крупными фолликулами (до 5 мм в диаметре).

Опыты на овариотомированных самках показывают, таким образом, что удаление половой железы не влияет на формирование признаков вторичного мономорфизма.

b) Нормальные самки. Серия состояла из 19 нормальных самок. Даты ощипываний и распределение птиц по группам те же, что и в предыдущем случае. В окраске новых генераций перьев, развившихся в период относительно низкой активности яичника [(в январе, феврале, марте, августе, сентябре)— период естественной линьки (и октябре месяце)] изменений не наблюдалось.

Исключение составили только перья задней стороны шеи. У части самок, ощипанных в конце марта, пепельно-серые струйчатые перья заменялись темными перьями со светлой наствольной и поперечными полосами. Однако трансформации в рисунке перьев других птерилий у этих птиц не наблюдалось.

Иной результат получен на самках, оперение которых удалялось в период максимальной функции гонад (май—июнь). У всех этих самок без исключения наблюдались чрезвычайно резкие изменения в характере пигментации перьев. Как правило, изменения в отложении пигментов шли всегда в одном и том же направлении. Пепельно-серые струйчатые перья задней стороны шеи заменялись темными перьями со светлой наствольной и поперечными полосами. Общий тип рисунка перьев этой птерилии значительно упрощался и приближался к типу пигментации соответствующих перьев молодых самок и молодых птиц до ювенальной линьки (фиг. 18).

Аналогичные изменения наблюдались и в перьях зоба. Однако окраска перьев этой птерилии была несколько светлее, а поперечные полосы были заменены светлыми пятнами (фиг. 18, b). Перья спины приобретали темную окраску и имели светлую поперечную полосу (фиг. 18). Пепельно-серые струйчатые перья боков с широкой охристой поперечной полосой после ощипывания заменялись темными перьями со светлыми охристыми поперечными полосами (фиг. 18, c). В результате ощипываний в период максимальной функции яичника самки приобретали пестрый перьевой наряд (фиг. 10), сильно приближающийся к ювенальному (полного тождества с рисунком ювенальных перьев все же не было).

Характерно, что бурая окраска маховых и охристая окраска рулевых, сходные у взрослых и молодых птиц обоего пола, не претерпевала изменений. Устойчивой оказалась и охристая окраска перьев горла и шеи.

После естественной линьки, как и при ощипывании в период низкой активности яичника, изменений в характере пигментации перьев исследуемых птерилий не происходило.

c) Кастрированные самцы. Серия состояла из 13 полнокастрированных самцов. У всех опытных птиц перья горла, шеи, зоба, спины, боков и других птерилий удалялись в те же сроки, что и у самок. В результате исследований новых генераций перьев было установлено, что, независимо от сроков ощипывания их, окраска у всех кастрированных самцов сохраняется нормальной. Типичная пепельно-серая окраска перьев шеи, зоба, боков, точно так же, как и характерная окраска перьев других

птерилий, всегда сохранялась (фиг. 11 и 17). Таким образом, удаление семенников не влияет на развитие признаков вторичного мономорфизма.

d) Нормальные самцы. Наблюдения на нормальных самцах проведены по тому же плану, что и на кастрированных самцах.

Каких-либо изменений в пигментации перьев интересующих нас птерилий, независимо от различия в активности семенников, констатировано не было.

e) Нормальные и кастрированные самцы и самки, получившие инъекции женского полового гормона. С целью дополнительной проверки, что трансформация признаков „завершенного" мономорфизма зависит от высокой концентрации овариального гормона, были проведены опыты инъекции женского полового гормона нормальным и кастрированным птицам обоего пола в различное время года. Опыты на нормальных самках были поставлены в период низкой половой активности (октябрь). Кастрированные самки были взяты в опыт в то время, когда у нормальных самок имела место трансформация в развитии признаков вторичного мономорфизма. Наблюдения на нормальных и кастрированных самцах проведены также в два срока.

К началу инъекций у всех птиц ощипывались небольшие участки на горле, шее, зобе, боку, спине и других птерилий. Для инъекций брался масляный раствор кристаллического фолликулина с концентрацией 1000 М. Е. в 1 см³.

Половой гормон инъицировался ежедневно в количествах от 300 до 1500 М. Е. Инъекции были прекращены, когда на регенерированных перьях развернулись опахала. Результаты проведенных наблюдений приведены в табл. 2. В целях сравнения в ней приведены также и данные по влиянию инъекции женского полового гормона на развитие признаков полового диморфизма и частичного мономорфизма, полученные в предыдущих опытах.

Таблица 2

Влияние инъекций женского полового гормона на развитие окраски оперения [1]

№№ серий	Количество птиц	Дозы в М.Е.	Продолж. воздействия (в днях)	Эффект инъекций на окраску оперения								
				Признаки полового диморфизма	Признаки частичного мономорфизма	Признаки вторичного мономорфизма						
				Перья крыла	Бурое подкоовообр. пятно	Перья задней стороны шеи	Перья боков	Перья зоба	Перья спины	Перья горла и щек	Рули	Маx
1. Самцы кастрированные	3	300	15	+	+	+—	+	—	—	—	—	—
2. „ „	2	1000	15	+	+	+	+	—	—	—	—	—
3. Самки „	2	500	15	+	+	+	+	—	—	—	—	—
4. „ „	1	1000	15	+	+	+	+	—	—	—	—	—
5. Самцы нормальные	2	500	15	+	+	+	+	+	—	—	—	—
6. „ „	2	1000	15	+	+	+	+	+	—	—	—	—
7. „ „	2	1500	15	+	+	+	+	+	—	—	—	—
8. Самки „	2	500	15	+	+	+	+	+	—	—	—	—
9. „ „	2	1000	15	+	+	+	+	+	—	—	—	—

[1] Положительный эффект инъекций обозначен плюсом, отрицательный — минусом. Частичный эффект обозначен +—.

Инъекции фолликулина во всех случаях дали положительный результат. У всех кастрированных самок под воздействием женского полового гормона пепельно-серые струйчатые перья шеи заменялись темными перьями со светлой наствольной и поперечными полосами (фиг. 19). Пепельно-серые струйчатые перья зоба трансформировались в перья темно-бурой окраски со светлой наствольной полосой и поперечными пятнами. Охристая окраска перьев горла и щек сохранялась нормальной. Перья спины всегда приобретали темную окраску и имели светлую поперечную полосу. Пепельно-серые струйчатые перья боков с широкой охристой поперечной полосой заменялись перьями темной окраски со светлоохристыми поперечными пятнами и наствольной полоской у вершины контурной зоны. Окраска маховых и рулевых перьев не изменялась.

Аналогичные изменения были получены у нормальных самок при инъекции полового гормона в период низкой половой активности. У контрольных нормальных самок в это время, напротив, изменений в развитии признаков вторичного мономорфизма не наблюдалось. На кастрированных и нормальных самцах были получены те же результаты, что и на самках (фиг. 12 и 20). Пепельно-серые струйчатые перья шеи заменялись темными перьями со светлой наствольной и поперечными полосами (фиг. 20, a). Перья зоба приобретали темнобурую окраску и имели светлую наствольную полосу и светлые пятна (фиг. 20, b). Серые струйчатые перья боков приобретали темную окраску и имели светлоохристые поперечные пятна (фиг. 20, c). Перья спины приобретали точно такую же окраску, как и у самок, под воздействием инъекций женского полового гормона (фиг. 20). Необходимо отметить, что дозы в 300 М. Е. не дали полного торможения в развитии признаков вторичного мономорфизма. У птиц этой серии (табл. 2) самцовый рисунок мелких перьев кроющих крыла заменялся самочьим, почти полностью было подавлено развитие ржавчатобурого подковообразного пятна и наблюдалась лишь только частичная модификация окраски перьев верха шеи. Дозы от 500 до 1500 М. Е. во всех случаях дали положительный эффект, причем окраска рулей, махов, перьев горла в этих случаях не изменялась.

Описанные опыты показывают, что изменения в развитии признаков вторичного мономорфизма, полученные на самках в период высокой половой активности, могут быть достигнуты на птицах обоего пола в любое время года при инъекциях женского полового гормона.

Сопоставление порогов чувствительности различных признаков в реакции на женский половой гормон дано в табл. 3 (в ней приведены данные, полученные при ощипывании самок в периоды различной активности половой железы).

Из приведенных в табл. 3 данных следует, что признак постоянного полового диморфизма (окраска кроющих крыла) всегда развивается нормально. Следовательно, в период самой низкой активности половой железы имеющиеся в организме небольшие количества овариального гормона достаточны, чтобы достичь порога реакции этого признака.

Нормальное развитие признаков частичного мономорфизма осуществляется только в период низкой активности яичника. Однако, начиная с марта, т. е. с момента относительно высокой активности яичника, развитие этого (самцового) признака у самок полностью тормозится. Изменение в развитии признаков „завершенного" мономорфизма, как видно из табл. 3, имеет место лишь в период максимальной функции яичников (май — июнь). Аналогичный результат был получен на неполнокастрированных самках и в опытах инъекций фолликулина. Так, например, дозы в 300 М. Е. были в состоянии трансформировать самцовый рисунок мелких перьев крыла, почти полностью подавить развитие ржавчатобурого пятна и только частично модифицировать пепельно-серую струйчатую окраску перьев задней стороны шеи.

На основании произведенных сопоставлений, представляется возможным

Таблица 3

Характер окраски оперения, развившегося в период различной функции овариальной железы [1]

Сроки ощипываний	Признаки полового диморфизма	Признаки частичного мономорф.	Признаки „завершенного" вторичного мономорфизма					
	Окраска мелких кроющих крыла	Бурое подковообразное пятно	Перья задней стороны шеи	Перья боков	Перья зоба	Перья спины	Перья горла и щеки	Рули и махи
Январь	+	—	—	—	—	—	—	—
Февраль	+	—	—	—	—	—	—	—
Март	+	+	+—	—	—	—	—	—
Май	+	+	+	+	+	+	—	—
Июнь	+	+	+	+	+	+	—	—
Июль	+	+	+—	—	—	—	—	—
Август (период естественной линьки)	+	—	—	—	—	—	—	—
Сентябрь	+	—	—	—	—	—	—	—
Октябрь	+	—	—	—	—	—	—	—

сделать вывод о различных порогах чувствительности тканей, образующих признаки полового диморфизма, частичного и „завершенного" мономорфизма. Наиболее низким порогом чувствительности к овариальному гормону характеризуются признаки постоянного полового диморфизма. Признаки „завершенного" вторичного мономорфизма, напротив, обладают наиболее высоким порогом чувствительности.

Признаки частичного мономорфизма занимают в этом отношении промежуточное положение. Кроме того, отдельные участки кожи, образующие признаки частичного и „завершенного" вторичного мономорфизма, имеют также дифференциальные пороги. Выше отмечалось, что перьевые зародыши брюха самки, которыми бурая самцовая окраска продуцируется на более поздних этапах онтогенеза, оказались более чувствительными к половому гормону. Этой особенностью характеризуются и признаки завершенного вторичного мономорфизма. Так, например, опытами ощипывания и инъекций полового гормона было показано, что такой признак вторичного мономорфизма, как пепельно-серая струйчатая окраска перьев задней стороны шеи, которая у самок полностью развивается лишь после второй линьки, обладает относительно более низким порогом чувствительности, чем другие признаки этой группы. Таким образом, если на основании изученных признаков составить ряд постепенного перехода от диморфизма ко вторичному мономорфизму, то он будет характеризоваться постепенным возрастанием порогов чувствительности к половому гормону. Положение отдельных признаков в этом ряде и направление повышения порогов чувствительности будут следующими [2]: признаки постоянного полового диморфизма (окраска перьев кроющих крыла), → признаки частичного мономорфизма (нижняя зона бурого пятна, → верхняя зона бурого пятна), → признаки „завершенного" вторичного мономорфизма (окраска перьев задней стороны шеи, → окраска перьев боков, окраска перьев спины, окраска перьев зоба, → окраска перьев горла и шеи).

В конце этого ряда поставлен признак охристой окраски перьев горла

[1] Наличие реакции перьевых зародышей на половой гормон обозначено плюсом, отсутствие реакции — минусом.

[2] Стрелкой обозначено направление повышения порога чувствительности к половому гормону.

и щек, который в наших опытах оказался нечувствительным к половому гормону.

В заключение необходимо отметить, что найденные различия в порогах чувствительности у *Perdix perdix* не могут быть поставлены в связь с различием скорости роста перьев отдельных птерилий, как это установили Лили и Джун [33], Джун, Фаулькнер и Густавсон [28] по отношению к диморфной окраске перьев кур в реакции на половой гормон.

Обсуждение результатов

В настоящем исследовании была поставлена задача выяснить взаимоотношение между половым гормоном и формированием признаков сезонного и полового диморфизма, а также частичного и полного мономорфизма у серых куропаток.

На основании опытов гонадектомии и инъекции полового гормона, была установлена зависимая от гонад дифференцировка признаков сезонного и постоянного диморфизма. В этом отношении серые куропатки оказались сходными с другими видами птиц (куры, фазаны, утки, кулики и др.).

Установив детерминирующую роль гонад в развитии признаков постоянного полового диморфизма, представилось возможным произвести анализ факторов, ответственных за развитие признаков мономорфизма, связанных с переходом признаков самца на самку.

При этом изучении было установлено, что реализация признаков „завершенного" мономорфизма в онтогенезе связана с повышением порога чувствительности тканей по отношению к овариальному гормону. В опытах ощипывания самок в период высокой половой функции, равно как и при инъекции овариального гормона, был получен новый тип пигментации оперения. Эти изменения в оперении, в норме обладающем признаками вторичного мономорфизма, шли в направлении упрощения рисунка, и оно приобретало примитивную ювенальную окраску. На основании общего сходства оперения взрослых птиц, модифицированного овариальным гормоном, с ювенальным оперением молодых птиц, можно высказать предположение, что полученный в опытах новый тип пигментации ранее был характерен для самок. Действительно, у большинства диморфных форм перьевой покров самки, в противоположность самцовому, сходен с ювенальным, характеризующимся, как правило, примитивными чертами. Аналогичное соотношение между ювенальным и самочьим оперением имеет место у других форм сем. *Phasianidae* (некоторые виды франколинов, фазанов и др.). Правда, в ряде случаев это сходство не является полным. Указанные выше соотношения между ювенальным и самочьим оперением сохранились и у серых куропаток, но лишь в отношении мелких перьев кроющих крыла (признак полового диморфизма).

Для подтверждения предположения, что самки серой куропатки действительно имели ранее примитивный перьевой наряд, можно привести и ряд других фактов. Так, например, у большинства молодых самок окраска перьев задней стороны шеи до второй линьки отличается от самцовой и приближается к окраске соответствующих ювенальных перьев. Не исключена возможность, что этот ранний тип пигментации частично воспроизводит диморфную стадию, которая исчезает на более поздней стадии онтогенеза. Напротив, у вполне взрослых самок и самцов под воздействием овариального гормона регенерирующие перья этой птерилии приобретают окраску, характерную для ювенальных птиц и молодых самок. Аналогичное сопоставление может быть произведено и в отношении развития ржавчатобурого подковообразного пятна. В первом дефинитивном наряде у самок этот признак развит слабо или совсем не выражен, как и в ювенальном оперении. Под воздействием женского полового гормона развитие бурых пигментов тормозится, и перья новой генерации приобре-

тают окраску, характерную для молодых самок. Высказанное предположение подтверждается также и тем фактом, что при феминизации самцов трансформация окраски диморфных перьев всегда идет в самочьем направлении. Характерно также, что пепельно-серая струйчатая пигментация оперения свойственна самцам некоторых других, в частности — утиных птиц.

Совокупность приведенных фактов подтверждает предположение, что примитивный перьевой наряд, индуцируемый овариальным гормоном, действительно являлся характерным самочьим признаком на диморфной стадии. Однако в процессе дальнейшей эволюции, в результате перехода признаков самца на самку, резкие различия между полами постепенно исчезали. Вывод о том, что серые куропатки являются формами, у которых признаки самца перешли на самку и закрепились как видовые признаки, впервые был сделан Дарвином в его теории полового подбора.

Основываясь на большом описательном материале, Дарвин пришел к выводу, что признаки самца в своем историческом развитии постепенно переходят на самку. Этот взгляд Дарвина, однако, почти не приняли во внимание последующие исследователи, изучавшие проблему полового диморфизма с точки зрения каузального анализа развития признаков пола в онтогенезе. Ранее нами (Новиков [2]) было высказано предположение, что без учета эволюционных моментов не представляется возможным подойти более широко к постановке вопросов механики развития признаков пола. В частности, было высказано предположение, что эволюция вторичных половых признаков связана с эволюцией способа их реализации в онтогенезе. Развитие диморфизма, зависимое от гормонов на одной стадии эволюции, на других стадиях или сменяется независимым, или же форма его связи с гормонами видоизменяется. В частности, допускалось, что в ряде случаев переход от диморфизма к мономорфизму связан с постепенным освобождением тканей от контролирующего влияния гонад за счет повышения порогов чувствительности по отношению к половому гормону.

Приведенные выше данные, полученные на серых куропатках, подтверждают правильность этого предположения. Переход признаков самца на самку у этой формы связан с определенной степенью освобождения тканей от контролирующего влияния гонад. Эта эмансипация тканей осуществляется в онтогенезе за счет повышения порогов чувствительности по отношению к овариальному гормону. Эти данные сходны с аналогичными результатами, полученными Каридруа и Ренье [11, 13] на утках (мономорфизм по „зеркальцу"). Однако серые куропатки представляют в этом отношении ряд преимуществ, так как у них, на основании развития отдельных признаков, представляется возможным построить ряд переходов от диморфизма к мономорфизму. В результате проведенных наблюдений оказалось, что этот ряд переходов характеризуется постепенным возрастанием порогов чувствительности тканей по отношению к овариальному гормону. При этом признаки вторичного мономорфизма, развивающиеся в более поздний период онтогенеза, характеризуются, как правило, относительно низкими порогами. Некоторые признаки в этом отношении (окраска перьев горла и щек) оказались совершенно нечувствительными к гормону.

Из изложенного вытекает, что переход признаков самца на самку у серой куропатки связан с изменением свойств тканей. При этом ряд тканей не утерял еще способности реагировать на половой гормон. Так, ткани, образующие признаки вторичного мономорфизма, потенциально обладают способностью воспроизвести примитивный самочий наряд, но эта возможность может быть реализована лишь в эксперименте путем изменения гуморальной среды в период их формирования.

Изучение роли половых гормонов в развитии признаков мономорфизма было предпринято и другими авторами, однако, их опыты дали отрицательный результат. Так, например, на голубях, Липшютц и Вильгельм [34, 35], Винальс [48] при кастрации и инъекции овариального гормона не наблюдали

каких-либо изменений в окраске и структуре оперения. Равным образом, негативный результат дали и опыты инъекции женского полового гормона (в очень больших дозах), проведенные Винальсом [48] на чибисах (*Vanellus chilensis*). При кастрации цесарок Крыженецкий [30] также не наблюдал изменений в оперении. Приведенные опыты показывают, что образующие признаки вторичного мономорфизма ткани у этих форм не обладают способностью реагировать на половой гормон. О таких же признаках у серой куропатки мы уже упоминали.

Противоположностью рассмотренного явления мономорфизма самцового типа служит случай так называемой „куроперости", характеризующейся наличием у взрослых и молодых птиц обоего пола перьевого наряда, сходного с самочьим нарядом близких диморфных рас. Это наблюдается у некоторых рас кур, подвергнутых экспериментальному анализу. Морган [36—39, 10] на себрайтах и кампинах обнаружил, что при кастрации такого „куроперого" петуха развивается самцовое оперение. В связи с этим явление куроперости было поставлено Морганом в зависимость от наличия в семенниках себрайтов особых лютеиновых клеток, продуцирующих женский половой гормон. Однако в опытах перекрестных трансплантаций кожи и гонад, произведенных Роксасом [44], Данфорсом [16, 17], Гринвудом [24], выводы Моргана не подтвердились, поскольку способность детерминировать развитие перьевых сосочков в самочьем направлении оказалась свойственной и семеннику диморфных рас. Теория Моргана не подтвердилась и в специальных гистологических исследованиях гонад птиц (Нонидес [40], Гудаль и Нонидес [22] и др.). Если Морган искал причину куроперости в тождестве секретирующих элементов гонад самца и самки, в настоящее время представляется возможным это явление объяснить тем, что высокие концентрации тестикулярного гормона способны феминизировать самцовое оперение. Этот факт был установлен Гринвудом и Блисом [25] на петухе леггорне и нами (Новиков [6]) на серых куропатках. В связи с этим для себрайтов, в отличие от диморфных рас, необходимо принять (как это, в частности, допускают Светозаров и Штрайх [7, 8]) наличие относительно более низких порогов чувствительности тканей по отношению к половому гормону.

Таким образом, мономорфизм самочьего типа в отличие от мономорфизма самцового типа характеризуется относительно более низким порогом чувствительности тканей, образующих признаки самки.

Выводы

1. Развитие признаков сезонного диморфизма у серых куропаток контролируется тестикулярным гормоном.

2. Развитие признаков постоянного полового диморфизма индуцируется женским половым гормоном.

3. Развитие признаков частичного и завершенного „вторичного" мономорфизма осуществляется в онтогенезе за счет повышения порогов чувствительности тканей по отношению к половому гормону.

Лаборатория механики развития
Институт эволюционной морфологии
Академия Наук СССР

Поступило
10. II. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Завадовский М. М., Пол и развитие его признаков, Москва, 1922.
[2] Новиков Б. Г., Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц (Passeres), II, Труды ИЭМ, V, 1936.
[3] Новиков Б. Г., Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц (Passeres), III, Труды ИЭМ, V, 1936.
[4] Новиков Б. Г., Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц (Passeres), IV, Труды ИЭМ, V, 1936.

[5] Новиков Б. Г., Анализ полового диморфизма у воробьиных птиц (Passeres), VI, Труды ИЭМ, VI, 1938.
[6] Новиков Б. Г., Половой гормон и признаки частичного мономорфизма у Perdix perdix L., ДАН, 18, 1938.
[7] Светозаров Е. А. и Штрайх Г. Г., Факторы, определяющие половой и сезонный диморфизм в оперении уток, ДАН, 4, 1936.
[8] Светозаров Е. А. и Штрайх Г. Г., Экспериментальный анализ полового и сезонного диморфизма в оперении птиц, Биол. журн., 2, 1938.
[9] Berthold A., Transplantation der Hoden, Arch. f. Anat. u. Physiol., 1849.
[10] Boeng A. and T. H. Morgan, Luteal cells and hen-feathering, J. gen. Physiol., I, 1918.
[11] Caridroit F. et V. Regnier, Conditionnement de la forme et de la pigmentation des remiges secondaires de la cane de Rouen, CR. Soc. Biol. CIX, 1932.
[12] Caridroit F. et V. Regnier, Dimorfisme sexuel des secondaires dans la race de canards „Kaki Campbell", CR. Soc. Biol, CXIII, 1933.
[13] Cavazza F., Alcuni fatti particolari osservati in esperimenti di gonadectomia in Anas boschas L. e alcune riflessioni sul dimorfisme sessuale del piumaggio, Bull. Zool., 2, 1931.
[14] Cavazza F., Prima nota su di castrazione in rapporto ai caratteri sessuali secondari in alcune specie di uccelli e nei loro ibridi, Arch. Zool., 74, 1932.
[15] Champy Ch., Recherches sur l'action des glandes génitales sur le plumage des oiseaux, Arch. Anat. micr., 31, 1935.
[16] Danforth C. H., Cause of hen-feathering in Campine and Bantam males, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 26, 1928.
[17] Danforth C. H., The nature of racial and sexual dimorfisme in the plumage of Campines and Leghorn, Biol. Gener., 6, 1930.
[18] Danforth C. H. and J. B. Price, Failure of theelin and thyroxin to affect plumage and eye-colar of the blackbird, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 32, 1935,
[19] Дарвин Чарльз, Происхождение человека и половой подбор, Москва, 1908.
[20] Domm L. V., New experiments on ovariotomy and the problem of sex inversion in the fowl, J. Exper. Zool., 48, 1937.
[21] Goedale H. D., Gonadectomy in relation to the secondary sex characters in some domestic birds, Carn. Inst. Wash. Bibl., 243, 1916.
[22] Goodale H. D. and J. E. Nonidez, Luteal cells and hen-feathering, Amer. Nat., 58, 1924.
[23] Greenwood A. W., Gonad grafts in the fowl, Brit. J. Exper. Biol., 2, 1925.
[24] Greenwood A. W., Studies on the relation of gonadic structure to plumage characterization in the domestic fowl, IV, Gonad cross transplantation in Leghorn and Campine, Proc. Roy. Soc. B., 103, 1928.
[25] Greenwood A. W. and J. S. S. Blith, The influence of testis on sexual plumage in the domestic fowl, J. Genetic, 36, 1938.
[26] Juhn M. and R. G. Gustavson, The production of female subsidiary character and plumage sex characters by injection of human placental hormone in fowls, J. Exper. Zool., 56, 1930.
[27] Juhn M., T. E. d'Amour and R. G. Gustavson, The plumage and oviduct response to the female hormone in fowls, Endocr., 14, 1930.
[28] Juhn M., G. H. Faulkner and R. G. Gustavson, The correlation of races of growth and hormone threshold in the feathers of fowls, J. Exper. Zool., 58, 1930.
[29] Keck W. N., The control of the secondary sex characters in the Englisch Sparrow, Passer domesticus (L), J. Exper. Zool., 67, 1934.
[30] Križenécky J. und L. F. Kameníček, Die Wirkung der Kastration bei männlichen und weiblichen Perlhühnern, Arch. Tiererz. u. Tierzucht, 9, 1933.
[31] Levi G., Ricerche sperimentale sul determinisme dei caratteri sessuali secondari in passeracei del gen Vidua e Euplectes, Riv. di Biol., 20, 1936.
[32] Levi G., Sul ciclo testicolare di Passeracei a dimorfisme stagionale del piumaggio, Riv. di Biol., 21, 1936.
[33] Lillie F. R. and M. Juhn, The physiology of development of feathers. 1. Growth-rate and pattern in the individual feather, Physiol. Zool., 5.
[34] Lipschütz A. et O. Wilhelm, Castration chez le pigeon, J. de Physiol. et Pathol., 27, 1929.
[35] Lipschütz A., La felliculine, agit-elle sur le plumage du pigeon, CR. Soc. Biol., 108, 1931.
[36] Morgan T. H., Demonstration of the appearence after castration of cock feathering in a hen-feathered cockerel, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 13, 1915.
[37] Morgan T. H., Demonstration of the effects of castration of sebright cockerels, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 15, 1917.
[38] Morgan T. H., The endocrine secretion of hen-feathered fowls, Endocrinology, 4, 1920.
[39] Morgan T. H., The effect of castration on hen-feathered campine, Biol. Bull., 39, 1920.
[40] Nonidez J. E., Studies on the gonads of the fowls. 3. The origin of the so-called luteal cells in the testis of hen-feathering cocks, Am. J. Anat., 31, 1922.
[41] Nowikow B. G., Die Analyse der sekundären Geschlechtsunterschiede der Gefiederfärbung bei den Sperlingsvögeln (Passeres), I, Biol. Ztbl., 55, 1935.
[42] Pézard A., Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les oiseaux, Bull. Sci.-France-Belg., 52, 1918.
[43] Pézard A., Die Bestimmung der Geschlechtsfunktion bei den Hühnern, Ergebn. Physiol., 27, 1928.

[44] Roxas H. A., Gonad cross-transplantation in Sebright and Leghorn fowls, J. Exper. Zool., 46. 1926.
[45] Van Ordt G. Y., Studies on the gonads of summering birds, I and II, The knot and turnstone, Tydschr. Ned. Dierk, I, 1928.
[46] Van Ordt G. Y. and G. C. H. Junge, Die hormonale Wirkung der Gonaden auf Sommer-Prachtkleid. Der Einfluss der Kastration bei männlicher Lachmöwe (Larus ridibundus), Roux Arch., 128, 1933.
[47] Van Ordt G. Y. and G. C. H. Junge, The relation between the gonads and the secondary sexual characters in the ruff, Bull. Soc. Biol. Lettonie, IV, 1934.
[48] Vinals E., Influence de la folliculine sur le plumage du pigeon et de Vanellus chilensis, CR. Soc. Biol., 108, 1932.
[49] Witschi E., The bill of the sparrow as an indicator for the male sex hormone, I. Sensitivity, Proc. Soc. Exper. Biol. Med., 33, 1936.
[50] Witschi E. and R. P. Woods, The bill of the sparrow as an indicator for the male sex hormone, II, Structural basis, J. Exper. Zool., 73, 1936.
[51] Witschi E., Effect of gonadotropic and oestrogenic hormones on regeneration feathers of Weuver finches (Pyromelana franciscana), Proc. Soc. Exper Biol. Med., 35, 1936.
[52] Witschi E., Secondary sex characters in birds and their bearing on the theory of evolution, Scientia, 60, 1936.

B. G. NOVIKOV. SEX HORMONES AND SEXUAL CHARACTERS IN *PERDIX PERDIX* L.

SUMMARY

Earlier investigators, in studying the morphogenetic rôle of the sex glands, directed their attention chiefly to a study of the characters of permanent sexual dimorphism and of seasonal monomorphism and dimorphism. As a result of numerous experiments with representatives of various classes of vertebrates, it was found that in most cases characters of seasonal dimorphism were induced by the sex hormones. The experiments elucidated to a considerably less degree the problem of the mechanism of development of characters of seasonal monomorphism. It has also been established that the sex hormones play a determining rôle in the development of characters of permanent sexual dimorphism. However, recently it was found, in the case of certain representatives of the order *Passeres*, that characters of sexual dimorphism may develop independent of the sex hormones.

The absence of any controlling influence of the hormones of the sex glands in the development of characters of sexual dimorphism in the investigated forms of passerine birds should be studied in connection with the fact that in some closely related forms *(Carduelis carduelis, Passer montanus,* etc.*)* there is monomorphism of the male type. resulting from a transfer of male characters to the female. This transformation of sexual characters into species characters is sometimes linked with the loss by the gonad hormones of their determining rôle. In this connection are of interest the data from an analysis of the interrelations between the sex hormones and the tissues concerned in characters of secondary monomorphism. By characters of secondary monomorphism we mean those species characters which formerly were developed only in one sex. Among mammals there has been studied in this respect the reindeer *(Rangifer tarandus)* in which the antlers are developed in both sexes. It was proved by castration experiments that the development of antlers in *Rangifer tarandus* is not controlled by the sex hormones, whereas in dimorphic species the development of this character depends on the sex hormones. Caridroit and Regnier have shown, from a study of ducks, that characters of sexual monomorphism, such as the „mirror" on the wings of ducks, are realized as a result of the high threshold of sensibility of the tissues of the female to the ovarian hormone. Thus, the evolution of secondary sexual characters is linked with the evolution of the mechanism of their realization in ontogeny. It was with the aim of studying this problem that we undertook experiments on the mechanism of the development of sexual characters in the gray partridge *(Perdix perdix* L.*).*

This species is interesting, inasmuch as is it are well developed not only characters of seasonal and permanent sexual dimorphism but also characters of partial and complete secondary monomorphism. If the fact be taken into account that in closely related species (pheasants) the development of secondary sexual characters is controlled by the sex hormones, it may be assumed that in *Perdix perdix* the gradual transformation of sexual characters into species characters is realized in ontogeny as a result of rise in the threshold of sensibility of the tissues of the female to the ovarian hormone. With the aim of verifying this assumption experiments were conducted on gonadectomy, injection of sex hormones, and the procuring of new plumage generations during periods of varying activity of the gonads. The experiments were carried out with both males and females. The operations of gonadectomy were performed before the beginning of the seasonal hypertrophy of the sex glands. In all the birds under experiment, as well as in all the control birds, the plumage bearing characters of permanent sexual dimorphism or partial or complete monomorphism was removed at the following times: in January, February, March, May, June, July, and October. The birds under experiment were grouped in the following five series: 1) ovariectomized females; 2) normal females; 3) castrated males; 4) normal males; 5) gonadectomized and normal birds of both sexes which had been given injections of the ovarian hormone.

The results of the investigation will be summarized below under the following subheadings: I. Development of characters of seasonal dimorphism; II. Development of characters of permanent sexual dimorphism; III. Development of characters of partial monomorphism; IV. Development of characters of complete secondary monomorphism.

I. Development of Characters of Seasonal Dimorphism

Seasonal dimorphism in the gray partridge is expressed by a bare patch of skin near the eyes. In both the male and female there is a small patch of skin near the eyes without any feathers. In the winter-time this patch in the male is pale red in color and slightly tubercled. In spring, with the onset of seasonal gonad hypertrophy, the tubercles grow into small nipple-like swellings, while the red color is intensified. In the female such changes do not take place. As a result of observations of castrated and normal males, it was established that the development of this character in the male is induced by the testicular hormone.

II. Development of Characters of Permanent Sexual Dimorphism

Permanent sexual dimorphism in these birds is expressed in the coloring of the small wing coverts. In the males these feathers have ochre-colored spots and a light stripe along the shaft (Fig. 15,e), while in the females these spots are absent but transverse bars are clearly developed (Fig. 14,e). The feathers of all ovariectomized females developed after plucking out of feathers or natural moulting showed a complete transformation of the female pattern into the male (Fig. 16,e). Control females, regardless of the season of the year, did not exhibit such changes. In normal and castrated males given an injection of female sex hormone the male pattern of these feathers is transformed into the female pattern (Fig. 20,e).

III. Development of Characters of Partial Monomorphism

Among characters of partial monomorphism in the gray partridge we find a rusty brown horseshoe-shaped spot on the under part of the body. This character occupies an intermediate position between characters of dimorphism

and secondary monomorphism. In males this spot is always very distinct, while in females, on the other hand, there are observed considerable individual deviations. Some females do not have the spot at all, while in others (a small percentage) this character is as well developed as in the males.

As a result of our experiments on the development of characters of partial monomorphism the following results were obtained:

a) In ovariectomized females (this series consisted of 15 birds) in which the horseshoe-shaped spot prior to the operation was well developed there were not observed any changes in color in the new plumage generation (Fig. 1). In case this character was weakly developed or entirely absent the pigmented zone on the feathers regenerating after the operation was larger (Fig. 2).

b) In normal females (this series consisted of 16 birds) the plucking out of feathers in winter or fall gave negative results (Fig. 3). On the other hand, when the feathers were plucked out in the spring or summer (March—August), regardless of the previous degree of development of the spot, the feathers of the new generation were always entirely lacking in brown pigment (Fig. 4). Control incisions made in these birds showed that the ovaries and oviducts were well developed.

c) Castration of males gave a negative result as regards any change in the coloring of these feathers (Fig. 5).

d) In the case of normal males the regeneration of whose plumage took place during the period of high gonad activity, there was a tendency to under-development of the brown pigmentation (Fig. 6). The regenerated feathers had the light color characteristic of females, and in their contour zone did not show any brown pigmentation on the barbules (Fig. 8g). This under-development of brown pigmentation affects, as a rule, feathers located nearer to the tail. In this connection it is of interest to note that the extension of the zone of pigmentation in females ordinarily proceeds in the opposite direction. If in normal males we have to do with the phenomenon of the feminization of the plumage linked with high activity of the testes, the direction of under-pigmentation points to a differential sensibility of the feather nipples of different regions of the body.

e) When males were injected with an emulsion of crystalline folliculine (doses of from 300 to 1000 mouse units daily), the brown horseshoe-shaped spot did not develop at all. The color of the regenerated plumage resembled the plumage color of normal females in which ordinarily this character is not developed (Fig. 7).

IV. Development of Characters of Complete Secondary Monomorphism

To characters of complete secondary monomorphism in the gray partridge we refer those which are characteristic of both sexes and are developed only after the juvenile moult. Such characters include: ochre-colored feathers on the front of the neck and throat, ashy-gray color of the feathers on the back of the neck, crop, and sides, and the color of the feathers on the back.

The investigation of the development of characters of complete secondary monomorphism was carried out according to the same plan as was that of characters of partial monomorphism, and gave the following results:

a) Ovariectomized females. No changes in color were observed in the new plumage generations developing after plucking out of feathers or natural moulting (Fig. 9).

b) Normal females. Feathers developing in winter and fall did not show any changes in pigmentation, but those developing during the period of high activity of the gonads showed marked changes in pattern. As a result of plucking out feathers in March, such changes were observed only on feathers on the back of the neck. The usual ashy-gray, streaked feathers of

this region were replaced by dark feathers with a light stripe along the shaft and transverse bars. It is of interest to note that females acquire monomorphism as regards this character only after the second moult. A complete transformation of the characters of secondary monomorphism in plumage color was observed, when feathers were plucked out at the moment of maximum functioning of the ovaries (May—June). When control incisions were made in these birds, marked hypertrophy of the ovaries and oviducts was revealed. The feathers on the back of the neck of these birds had the same pattern (Fig. 18,a) as the corresponding regenerated feathers of those females whose feathers had been plucked out in March. In addition, the ashy-gray, streaked feathers on the crop were replaced by dark plumage with a light stripe along the shaft and light spots (Fig. 18,b).

The streaked side feathers with broad, ochre-colored, transverse bars were transformed into dark feathers with light-ochre, transverse bars (Fig. 18,c). The feathers on the back acquired a darker hue and had a light-colored, transverse bar (Fig. 18,d). The ochre-colored feathers of the front of the neck and throat remained unchanged also in this case. As a result, these females were covered with a variegated plumage which somewhat resembled, as regards coloring, juvenile plumage (Fig. 11).

c) Castrated males. Regardless of the time of plucking out feathers, no changes in the character of pigmentation of feathers were observed in castrated males (Fig. 10).

d) Normal males. Plucking out feathers from normal males gave negative results as regards the coloring of new generations of feathers.

e) Normal and gonadectomized birds of both sexes which had been given injections of the female sex hormone. Experiments on injecting folliculine into normal females were made in winter; into ovariectomized females — in summer. Observations of normal males were also made at two different times. An oil emulsion of crystalline female sex hormone was injected daily in doses of 300—500 mouse units. As a result of our experiments, it was found that in all birds, regardless of sex or time of injection, there occurred on the new generation of feathers which developed after the injections of folliculine the same changes in coloring as in females during the period of maximum sexual activity (Fig.12 a. 20). However, it is necessary to note that doses of 300 mouse units given to males caused a transformation of the male pattern of the small wing coverts into the female pattern, almost completely inhibited the development of the brown, horseshoe-shaped spot, and only partially modified the coloring of the feathers on the back of the neck.

Our investigations permit us to draw certain conclusions as to the thresholds of sensibility of different characters to the sex hormones.

The experiments on plucking out feathers from normal females show that, regardless of the functional state of the ovaries, characters of permanent sexual dimorphism always develop normally. This indicates that for the normal development of these characters a relatively small amount of the female sex hormone is needed. Retardation of the development of characters of partial monomorphism ensues only during the period of comparatively high gonad activity (March—August). Changes in the developmens of characters of complete secondary monomorphism, in contrast to characters of partial monomorphism, occur only during the period of maximum sexual activity (May—June). Similar results were obtained in experiments with incompletely ovariectomized females and with birds given injections of the female sex hormone.

On the basis of these comparisons it may be concluded that characters of permanent sexual dimorphism possess the lowest threshold of sensibility to the sex hormones. Characters of complete secondary monomorphism, on the other hand, possess the highest threshold of sensibility. Characters of partial monomorphism occupy, in this respect, an intermediate position. Moreover, different regions of the skin giving rise to characters of partial and

complete monomorphism also have differential thresholds. Thus, the embryonic feathers on the abdomen of females and the brown male coloring which develops at later stages of ontogeny proved to be more sensitive to the sex hormones. This holds true also for characters of complete secondary monomorphism.

Hence, if on the basis of the studied characters we make a series of gradual transition from dimorphism to secondary monomorphism, it will be characterized by ever higher thresholds of sensibility to the sex hormones.

On the basis of all the data obtained it is possible to draw the conclusion that the transfer of male characters to the female, i. e. the transformation of sex characters into species characters, is connected with the emancipation of the tissues from control by the sex hormones. This emancipation of the tissues from the controlling influence of the gonads was realized in the case under study as a result of a rise in the threshold of sensibility of the tissues of the emale to the ovarian hormone.

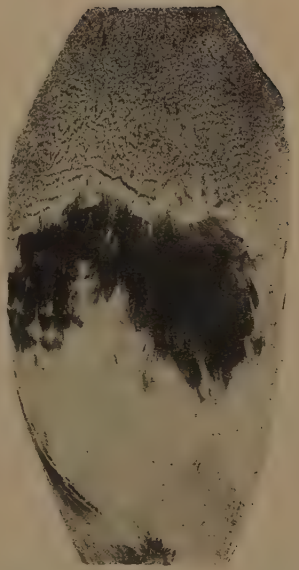
Фиг. 1. Кастрированная самка
Fig. 1. Ovariectomized female

Фиг. 2. Кастрированная самка, у которой до опыта бурая окраска нижней стороны туловища была слабо развита. Правая сторона — опыт, левая — контроль
Fig. 2. Ovariectomized female, in which prior to the experiment the brown coloring of the under part of the body was weakly developed. Right side — experiment; left side — control

Фиг. 3. Нормальная самка, у которой оперение правой стороны было удалено в период низкой активности яичника
Fig. 3. Normal female; plumage of right side plucked out at a time of low activity of the ovaries

Фиг. 4. Нормальная самка, у которой оперение правой стороны было удалено в период высокой функции яичника
Fig. 4. Normal female; plumage of right side plucked out at a time of high activity of the ovaries

Фиг. 5. Кастрированный самец
Fig. 5. Castrated male



Фиг. 6. Нормальный самец, у которого оперение правой стороны было удалено в период высокой функции семенника
Fig. 6. Normal male; plumage of right side plucked out at a time of high activity of the testes

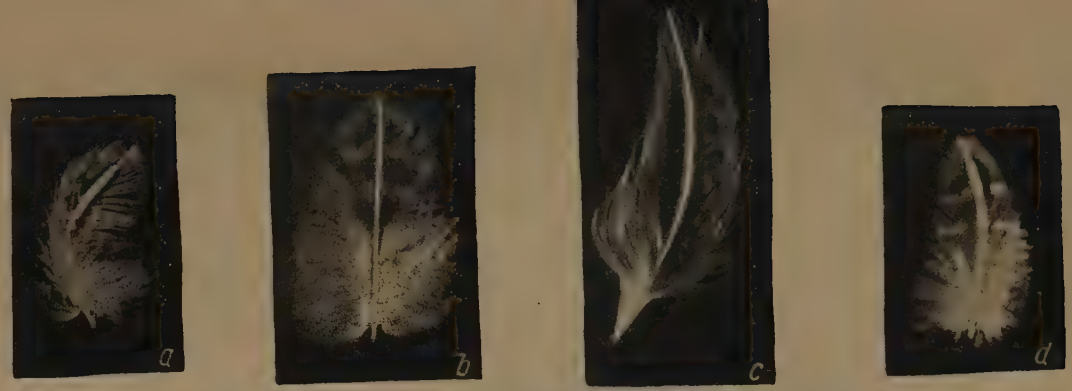
Фиг. 7. Кастрированный самец, получавший инъекции фолликулина. Левая сторона — опыт, правая — контроль
Fig. 7. Castrated male, which had been given an injection of folliculine. Left side — experiment; right side — control

Фиг. 9. Нормальная самка
Fig. 9. Normal female

Фиг. 10. Нормальный самец
Fig. 10. Normal male

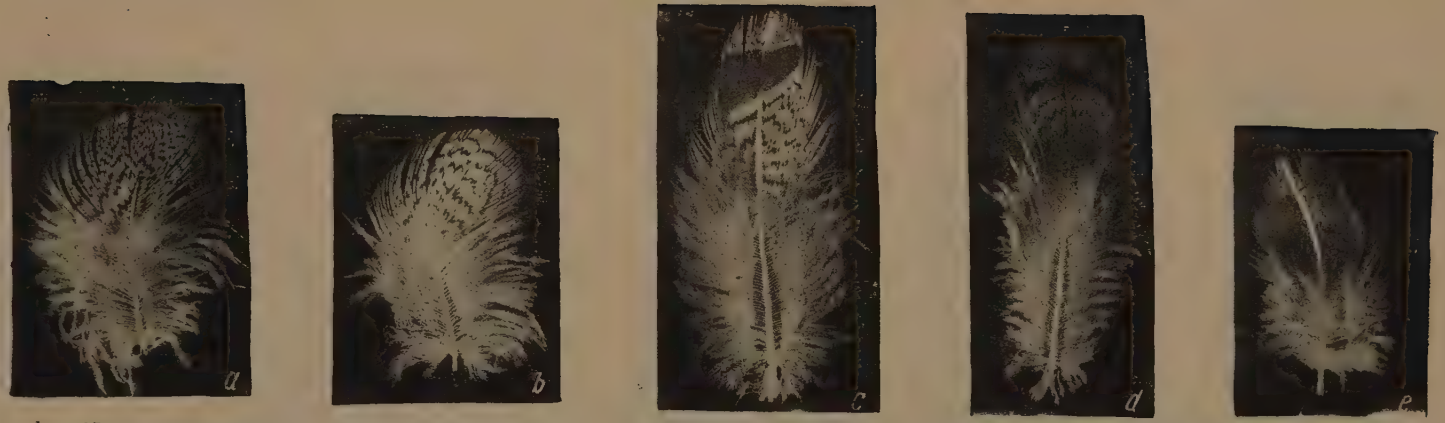
Фиг. 11. Нормальная самка, оперение которой развилось в период высокой функции яичника
Fig. 11. Normal female, feathers of which developed during a period of high activity of the ovaries

Фиг. 12. Нормальный самец, получивший инъекции фоликулина
Fig. 12. Normal male, which had been given an injection of folliculine



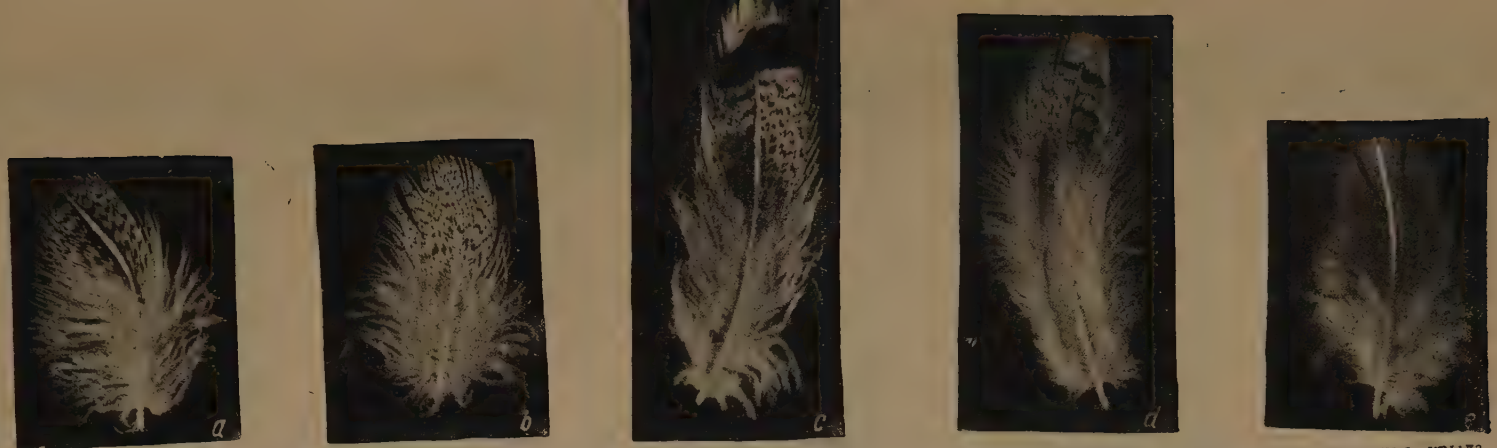
Фиг. 13. Ювенальные перья: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) мелкие перья кроющие крыла
Fig. 13. Juvenile feathers: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) small wing coverts

Фиг. 14. Перья нормальной самки: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла
Fig. 14. Feathers of normal female: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back; e) small wing coverts



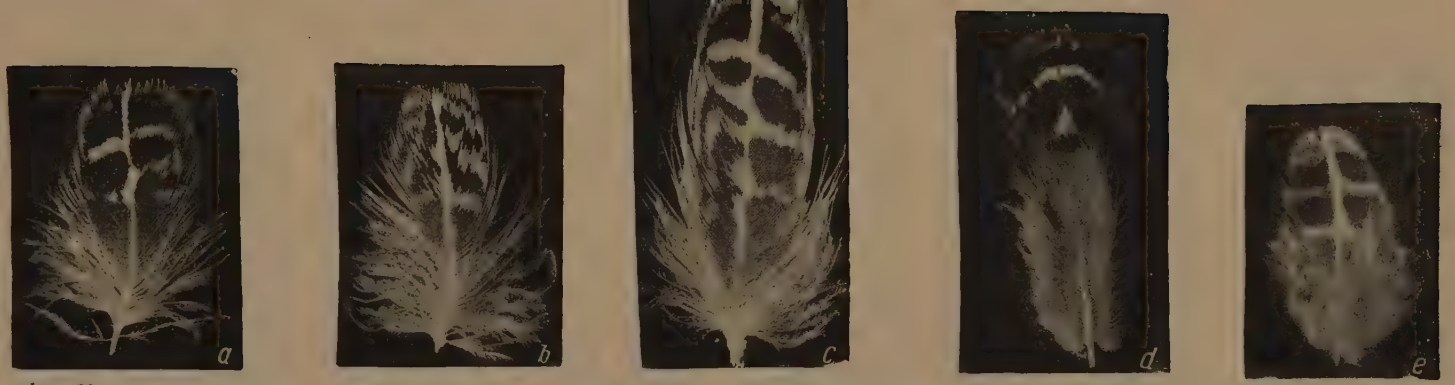
Фиг. 15. Перья нормального самца: a) перья верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла
Fig. 15. Feathers of normal male: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back; e) small wing coverts

Фиг. 16. Перья кастрированной самки: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла
Fig. 16. Feathers of ovariectomized female: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back; e) small wing coverts



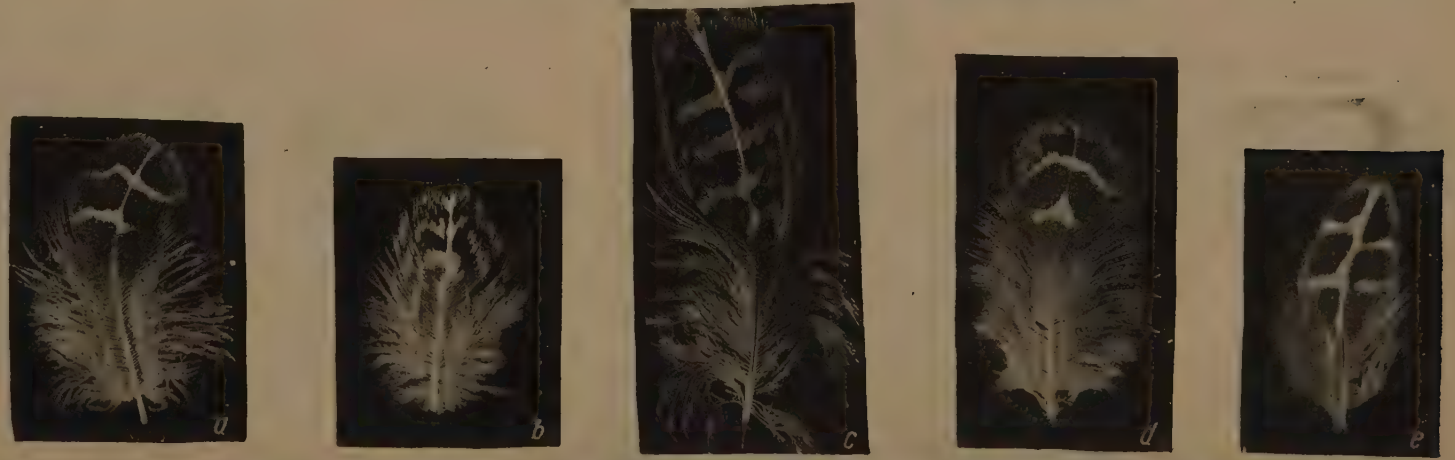
Фиг. 17. Перья кастрированного самца: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла
Fig. 17. Feathers of castrated male: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back; e) small wing coverts

Фиг. 18. Перья нормальной самки, развившиеся в период высокой функции яичника: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла
Fig. 18. Feathers of normal female; developed during a period of high activity of the ovaries: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back; e) small wing coverts



Фиг. 19. Перья нормальной самки, развившиеся под воздействием инъекций фолликулина: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла

Fig. 19. Feathers of normal female, developed under the effect of injections of folliculine: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back, e) small wing coverts



Фиг. 20. Перья нормального самца, развившиеся под воздействием инъекций фолликулина: a) перо верха шеи, b) перо зоба, c) перо бока, d) перо спины, e) мелкие перья кроющие крыла

Fig. 20. Feathers of normal male, developed under the effect of injections of folliculine: a) feather from back of neck; b) feather from crop; c) feather from side; d) feather from back; e) small wing coverts

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

Д. РЫВКИНА и А. СТРИГАНОВА

ТКАНЕВОЙ ОБМЕН ПРИ ЗАЖИВЛЕНИИ РАН

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Исследования по регенерации занимают в биологии видное место и служат фундаментом при разработке ряда центральных биологических проблем. Именно с этой точки зрения, т. е. разработки теоретических вопросов биологии, главным образом, и изучались до сих пор явления регенерации.

Огромное количество экспериментальных данных получено почти исключительно на низших позвоночных (преимущественно на амфибиях). Гораздо менее изучены до сих пор регенеративные явления у высших животных, в частности, у млекопитающих, у которых способность к регенерации значительно суживается. Однако и у них регенерация играет весьма важную роль как в течении нормальных жизненных процессов, так и при различного рода нарушениях и травматизациях. В связи с этим изучение регенерации млекопитающих не только представляет интерес, как сравнительный метод в разработке теории регенерации, но и может послужить основой для разрешения ряда практических задач в медицине. В первую очередь заслуживает внимания репаративная регенерация, которая у млекопитающих носит характер заживления.

Настоящее сообщение посвящено изучению процесса заживления экспериментальных ран.

О заживлении ран у млекопитающих имеется довольно большая литература. Она приведена в наших прежних работах, посвященных изучению стимулирующего действия эмбрионального экстракта на заживление ран [8, 9, 10, 11, 13, 15, 16].

Большинство этих данных, однако, представляет собой лишь фактический материал о действии различных агентов на заживление ран и дает мало нового для понимания химической динамики регенеративных явлений и факторов, обусловливающих этот процесс.

В современных исследованиях по механике развития весьма важное место занимает проблема химических корреляций морфогенетических процессов.

Имеется целый ряд данных, доказывающих химическую природу организаторов; установлено специфическое значение в постэмбриональном развитии гормональной индукции, являющейся также формой химической регуляции. Следовательно, есть все основания предполагать, что и репаративные процессы относятся к явлениям химической регуляции.

Изучение интермедиарных процессов метаболизма ткани во время процессов роста и дифференцировки в ней представляет для механики развития интерес с двух точек зрения:

1) выяснения последовательности и особенностей течения распада углеводов, являющихся источником энергии, и белков, являющихся пластическим веществом;

2) анализа зависимости между морфогенетическими процессами и процессами метаболизма.

Здесь приводятся полученные нами данные, характеризующие углеводный и белковый метаболизм регенерирующей ткани млекопитающих во время заживления ран, а также те сдвиги, которые происходят в обмене отдаленных органов и всего организма при местно протекающих процессах роста и дифференцировки.

Общая картина морфологических изменений в месте травмы (ранение) и в процессе последующего заживления описана в классических руководствах по патологии и хирургии [17, 27, 30].

Мы сочли, однако, необходимым произвести гистологическое изучение различных стадий заживления ран на материале, служившем нам для исследования обмена регенерирующей ткани у млекопитающих (крысы) [1]. Согласно полученным данным, процесс заживления кожной раны у крыс схематически может быть представлен в следующем виде. Период до 3-го дня характеризуется преобладанием деструктивных явлений; примерно, с 3-го до 7—8-го дня имеет место быстрое нарастание малодифференцированных клеток и обеспечивающих питание молодых сосудов (период усиленного роста); к 9—12 дню преобладают уже процессы дифференцировки, количество клеточных элементов уменьшается, молодые сосуды частично запустевают.

Следует, однако, подчеркнуть, что приводимое деление процесса заживления ран на периоды является, в известной мере, условным, так как в начальном, деструктивном, периоде уже встречаются элементы молодой грануляционной ткани и, наоборот, даже на поздних стадиях роста и дифференцировки имеют место некоторые деструктивные явления.

Следующий раздел работы касается химизма регенерирующей ткани.

В настоящее время, благодаря работам Варбурга и Кронтовского, общий тип химической динамики процессов роста и размножения клеток выяснен. Варбург [41] показал, что гликолиз является реакцией, благодаря которой клетки снабжаются необходимой для роста энергией; Кронтовский [24] и сотрудники обнаружили, что главным источником энергии роста в культуре ткани является потребление сахара, причем большую часть исчезнувшего сахара можно обнаружить в виде молочной кислоты.

Согласно исследованиям Пентималли [37], при регенерации мышечной ткани у кроликов и кур окислительный обмен понижается, появляется отсутствующий в норме аэробный гликолиз, анаэробный гликолиз значительно повышается.

Одной из нас (Д. Е. Рывкиной) изучался обмен регенерирующей ткани при заживлении ран у крыс [2]. Оказалось, что грануляционная ткань поглощает больше кислорода и сильнее гликолизирует по сравнению с нормальной подкожной клетчаткой; в регенерирующей коже усиливаются, преимущественно, процессы гликолиза; дыхание не дает определенных отклонений от нормальной кожи. Коэффициент Варбурга $U(Q_{CO_2} - 2Q_{O_2})$, указывающий на преобладание гликолиза над дыханием, в регенерирующей ткани увеличивается.

	Дыхание (Q_{O_2})	Гликолиз (Q_{CO_2})	U
Нормальная подкожная ткань	— 2.11	+ 4.17	— 1.17
Грануляционная ткань: 5-й день	— 3.70	+ 6.40	— 1.00
Грануляционная ткань: 9-й „	— 5.92	+ 11.28	— 0.56
Нормальная кожа	— 2.11	+ 1.73	— 2.49
Кожный край: 5-й день	— 2.22	+ 3.80	— 0.64
Кожный край: 9-й „	— 2.22	+ 2.98	+ 0.12
Кожный край: 12-й „	— 2.73	+ 5.22	— 0.34

[1] Эта работа проведена Р. Я. Ковда.

[2] Эти данные приведены в предыдущей работе [11].

Поскольку процесс образования грануляции и эпителизации происходит более интенсивно при действии эмбрионального экстракта [8,16], мы предполагали, что и в обмене регенерирующей ткани должны произойти большие сдвиги.

Приводим средние цифры гликолиза и дыхания для грануляции и кожного края при воздействии эмбрионального экстракта:

		Дыхание (Q_{O_2})	Гликолиз (Q_{CO_2})	U
Грануляционная ткань	4-й день	— 6.15	+ 11.21	— 1.10
	9-й „	— 2.30	+ 4.47	— 0.17
Кожный край	5-й „	— 2.44	+ 5.77	+ 0.89
	9-й „	— 2.08	+ 6.88	+ 2.70
	12-й „	— 2.45	+ 3.52	— 1.44

Таким образом, при действии эмбрионального экстракта на ранних стадиях заживления ран обмен резко стимулируется, и возврат к норме происходит раньше.

В грануляционной ткани от действия эмбрионального экстракта процессы окисления и гликолиза еще больше усиливаются, в регенерирующей коже происходит дальнейшее стимулирование гликолиза и увеличение коэффициента Варбурга.

Следовательно, грануляционная ткань по характеру обмена приближается к молодой дифференцирующейся (эмбриональной) ткани, поврежденная же регенерирующая кожа приближается к обмену опухоли, в которой происходит только рост и отсутствует дифференцировка.

Согласно данным ряда авторов [4,32], регенерирующая ткань характеризуется сдвигом реакции в кислую сторону, обусловленным накоплением молочной кислоты. Владимирова [3] обнаружила повышенное содержание молочной кислоты в регенерирующей конечности аксолотля.

В связи с этим возник вопрос о судьбе гликогена в регенерирующей ткани, содержание которого и было нами исследовано при заживлении ран у крыс (Рывкина [12]). Приводим средние цифры, в мг %:

Нормальная кожа	68.52	Нормальная подкожная ткань	129.26
Кожный край 5-й день	40.13	Грануляция	36.53
„ „ 9-й „	40,45	„	59.30
„ „ 12-й „	59.08	„	108.06

Наиболее низкие цифры содержания гликогена соответствуют 5-му дню, когда грануляция состоит из наиболее молодых клеток и в коже только начинается рост молодого эпителия. На 9-й день в грануляции рост замедляется и преобладают уже процессы дифференцировки; в это время количество гликогена возрастает. Следовательно, процесс регенерации сопровождается отчетливым изменением содержания гликогена в ткани, причем наибольшее понижение его количества совпадает с наиболее ранней стадией роста.

Усиление процессов сгорания углеводов в организме при заживлении ран подтверждается также и произведенными исследованиями общего газообмена [15].

Некоторое повышение дыхательного коэффициента наблюдается уже на 3-й день после нанесения ран. Максимума повышения (с 0.725—0.760 в норме до 0.900) дыхательный коэффициент достигает к 5—8 дню. Затем следует его понижение и постепенное волнообразное приближение к норме.

В большинстве случаев абсолютное количество выделенной CO_2 и поглощенного O_2, начиная с 4—5 дня, возрастает параллельно повышению дыхательного коэффициента, причем количество CO_2 обычно возрастает в большей степени, за счет чего и происходит повышение дыхательного коэффициента. Возвращение к нормальному уровню дыхательного коэффициента и газообмена, в целом, наступает после окончания процесса заживления, когда на месте ран оставались лишь заметные рубцы.

Для примера приводим данные одного из опытов:[1]

	RQ	CO_2 [2]	O_2 [2]
Норма	0.756	3.10	3.00
»	0.725	3.01	3.01
»	0.741	3.22	3.15
1-й день	0.738	4.27	4.20
4-й »	0.700	3.76	3.91
6-й »	0.910	4.77	3.80
9-й »	0.770	3.85	3.63
15-й »	0.764	2.96	2.82
17-й »	0.741	2.88	2.82

Одновременно с увеличением общего газообмена увеличивается также и выделение влаги (в 1.5—2 раза по сравнению с нормой), что также указывает на усиление процессов сгорания.

При сопоставлении кривой дыхательного коэффициента с кривой гликогена (фиг. 1) обнаруживается, что они являются зеркальным отображением друг друга. Это указывает на истинное увеличение использования гликогена не только в ране, но, повидимому, и во всем организме.

В литературе имеется ряд данных об изменениях углеводного обмена в растущей ткани эмбрионов. На ранних стадиях развития куриного зародыша, по Левину, [3] гликоген исчезает. Като, Цизуми и Томита [1] доказали, что в первые 8 дней инкубации количество глюкозы резко уменьшается, одновременно повышается количество молочной кислоты. Варбург, Позенер и Негелейн [1] нашли значительное увеличение потребления углеводов тканями развивающегося цыпленка на 3—5-й день. Конопацкий [1] на яйцах лягушки нашел, что количество гликогена после оплодотворения значительно уменьшается и остается на очень низком уровне до стадии нейрулы, после чего оно увеличивается. В соответствии с этими результатами находятся данные по дыхательному коэффициенту. Приводимые Бором и Гассельбахом [1] кривые показывают, что на ранних стадиях инкубации дыхательный коэффициент доходит до 1, а в последние 2 недели падает до 0.73. Высокий дыхательный коэффициент в первые часы после оплодотворения имеют также яйца морских животных (данные Варбурга [1] для Arbacia pustulesa; данные Шэра [1] для Euchinus microtuberculatus).

Для опухолевой ткани Лям [26] доказал, что в незрелых раках гликогена не содержится, что, по мнению автора, является признаком активной регенерации.

Следовательно, для осуществления процессов роста и деления клеток тратится энергия, источником которой во всех случаях является усиленное потребление углеводов.

Усиленное потребление углеводов происходит не только в ране, но, повидимому, и во всем организме. В связи с этим нами производились исследования сдвигов в обмене отдаленных органов при заживлении кожных ран у млекопитающих [10].

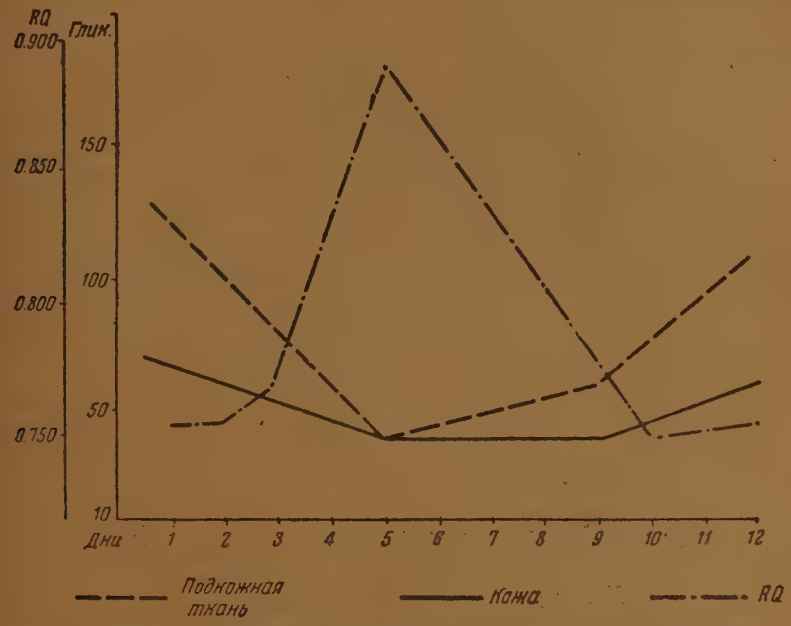
У крыс в течение заживления ран исследовались гликолиз и дыхание по Варбургу и морфологическая картина следующих органов и тканей: почек, печени, селезенки и мышц диафрагмы.

Обнаружено, что процессы регенерации, имеющие место при заживлении ран, вызывают в отдаленных от места регенерации органах и тканях изменения обмена, сопровождаемые некоторыми морфологическими изменениями. Они слабо выражены в первые дни после нанесения ран, в период действия травматического повреждения, и хорошо выражены в стадии роста грануляционной ткани и кожного эпителия, еще более усиливаются в стадии ослабления роста и начала дифференцировки, в стадии же законченной репарации происходит частичный или полный возврат к норме.

[1] Подробные данные опубликованы в предыдущей работе [15].
[2] В г на 1 кг веса в 1 час.
[3] Цит. по Нидхэму [21].

В печени наблюдается усиление окислительных процессов. Селезенка ведет себя как опухолевая ткань, в ней происходят „регенеративные" изменения обмена, сопровождаемые морфологической картиной пролиферации (фиг. 2). Слабее всего выражена реакция со стороны почек, но и там наблюдаются изменения, подобные изменениям в селезенке. Мышцы обнаруживают повышение окислительных и гликолитических процессов.

Известно, что процесс усиленного расщепления углеводов происходит и при мышечном сокращении. В связи с этим возникает вопрос, не использует ли растущая ткань и другого источника энергии мышечного сокращения, т. е. не располагает ли растущая ткань фосфагеноподобными веществами, расщепление которых с образованием свободных фосфатов могло бы служить источником энергии. Этот вопрос впервые был постав-



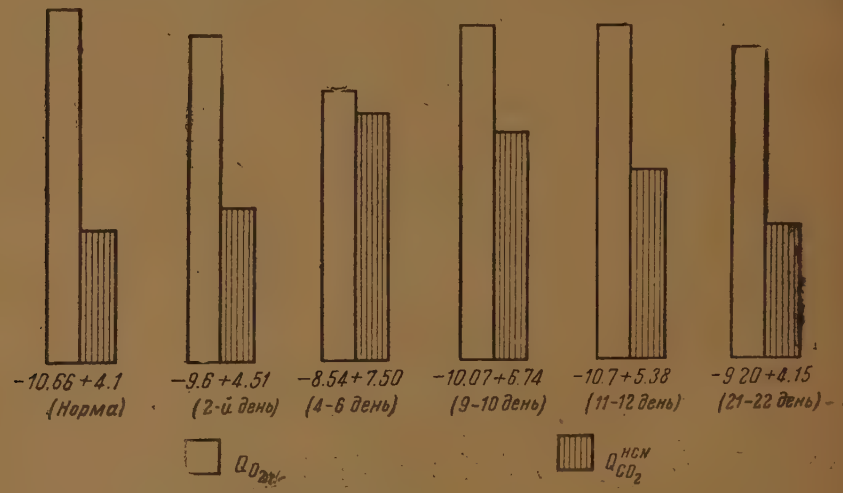
Фиг. 1. Гликоген в грануляции и в раневом крае и дыхательный коэффициент

лен Кронтовским [28], который прекращал гликолиз в культуре ткани действием моноиод- и монобромуксусной кислоты. Рост культуры при этом прекращался. На том основании, что в отсутствии гликолиза роста не происходит, Кронтовский сделал вывод, что растущая ткань не обладает никакими другими процессами обмена, которые могли бы заменить гликолиз как источник энергии. На этом основании он пытался применять указанные кислоты для лечения экспериментального рака у крыс и у мышей, однако, прекращения роста опухолевых клеток на целом животном добиться не удалось.

Зелинский [42] и некоторые другие авторы изучали содержание кислоторастворимых фосфорных соединений в яйцах амфибий, которые до оплодотворения и на всех стадиях развития содержат фосфаген. В первые три дня содержание всех фосфорных соединений уменьшается, у головастика оно снова нарастает. Уменьшение всех фракций кислоторастворимого фосфора в опухолевой ткани обнаружил Бухвальд [20]. Изучая перевиваемые и спонтанные раки у крыс, он нашел уменьшение креатинофосфата, пирофосфата, ортофосфата и эстеров в опухолях по сравнению с нормальной кожей и внутренними органами.

Мы определяли креатинофосфат, пиро- и ортофосфат в грануляции и в раненом крае кожи [1]. Приводим средние цифры в мг P_2O_5 на 1 г сухой ткани.

		Креатинофосфат	Пирофосфат	Ортофосфат
Кожа	Норма	0.0223	0.2258	0.1244
	5-й день	0.0132	0.1605	0.1060
	9-й „	0.0127	0.1902	0.1240
	12-й „	0.0159	0.1501	0.1035
Грануляция	Подкожная ткань	0.1354	0.3134	0.2420
	На 5-й день	0.0359	0.1392	0.1681
	„ 9-й „	0.0156	0.2147	0.1248
	„ 12-й „	0.0147	0.2150	0.1000



Фиг. 2. Гликолиз и дыхание селезенки при заживлении ран

Следовательно, предположение Кронтовского правильно: всякая растущая ткань действительно характеризуется понижением фосфогеноподобных веществ, будет ли это культура ткани, эмбриональная, опухолевая, или регенерирующая ткань при заживлении ран.

Исследуя венозную кровь, оттекающую от опухоли (саркома Роуса), расположенной на крыле у курицы, Пентималли [37] нашел в крови „опухолевых вен" увеличение содержания фосфора. Ввиду того, что регенерирующая ткань имеет много общих свойств с опухолевой, особенно на ранних стадиях регенерации, нами были поставлены опыты с определением содержания фосфора в крови на разных стадиях заживления ран. Опыты ставились на кроликах, на одно ухо которым стерильно наносилась рана. Кровь из вены, отходящей от участка раны, и кровь из вены здорового уха исследовалась на содержание общего фосфора, общего кислоторастворимого фосфора, неорганической фосфорной кислоты, пирофосфата, суммы легко и трудно гидролизуемых эстеров и суммы липоидного и нуклеопротеидного фосфора. Во время процесса заживления раны в крови животного наблюдается увеличение содержания всех перечисленных фосфорных фракций. Это увеличение наблюдается, преимущественно, в период времени от 4 до 8-го дня после нанесения ран. Приводим один из опытов.

[1] Эта часть работы произведена Д. Е. Рывкиной.

Дата	Неорганическая фосфор. к-та		Пирофосфат		Сумма эстеров		Кислоторастворимый фосфор		Общий фосфор		Общ. фосф. минус к.=раств. ф.	
	Опыт	Контр.	Опыт	Контр.	Опыт	Контр.	Опыт	Контр.	Опыт	Контр.	Опыт	Контр.
Норма . . .	3.85	4.4	7.8	7.8	31,37	31.5	42.5	43.7	60	60	17.5	16.3
4-й день .	7.57	7.3	7.87	7.25	40.4	40.5	55.0	55.0	80	76.2	25	21.2
9-й „ .	6.65	6.95	5.8	8.5	25.5	27.0	37.0	38.6	60	72	23	33.4
13-й „ .	5.15	6.25	2.85	1.75	22.0	30.0	30.0	38.0	52	44	22	6
16-й „ .	5.15	5.3	7.35	7.2	20.5	22.5	34.0	37.0	54	66	20	29

4-й день — пышный рост грануляционной ткани по краям раны.
9-й „ — края раны несколько выступают; дальнейшего роста нет.
13-й „ — зрелая уплотняющаяся грануляционная ткань; образование широкого слоя молодого эпителия.
16-й „ — маленький участок плотной грануляционной ткани; мощный слой эпителия покрывает почти всю рану.

Повышение содержания фосфорных фракций и общего фосфора совпадает с периодом роста грануляционной ткани, понижение фосфора совпадает со стадией эпителизации.

Интересно сопоставить изменения фосфора и азота в крови при заживлении ран. Гольдберг [5] наблюдал при заживлении ран на ухе кролика увеличение общего и остаточного азота, причем в крови „опытного" уха содержание общего и остаточного азота увеличивалось так же, как в крови контрольного.

При процессах регенерации увеличение фосфора и азота в крови является общей реакцией организма и не связано с поступлением в кровь этих веществ из регенерационного очага.

Далее нами был поставлен вопрос об изменениях обмена белков как пластического материала при заживлении ран. Тканевой распад при регенерации гистологически констатирован рядом исследователей, причем не только в области раневой поверхности, но и в прилегающих тканях [1, 18 и др.]. Распад наблюдается не только в первые дни после травматизации, а длится довольно долго, вплоть до оформления регенерированного органа [21, 35 и др.]. По мнению последних, распад тканей при регенерации связан с наличием бластемы. Данные Владимировой [3] показывают значительное повышение содержания аминокислот на всем протяжении регенерационного процесса, вплоть до оформления молодого органа. Кумамидо [25], Гольдберг [5] и др. отмечают некоторые изменения в азотистом обмене при заживлении ран у кроликов и собак.

Отсюда, естественно, возникает вопрос об изучении протеолитических процессов при регенерации.

До последних лет этот вопрос оставался почти неосвещенным в литературе. Лишь за последние годы появился ряд работ Ореховича и Бромлей, посвященных исследованиям состояния протеолитической системы регенерирующей ткани, проведенным преимущественно на амфибиях.

Данные этих авторов позволили им констатировать ряд закономерных изменений в течении и интенсивности аутолиза тканей регенерирующего органа [19]. Далее они показали, что активность тканевых протеаз (катепсина и дипептидаз) в вытяжках из тканей регенерирующего органа значительно повышается в период от момента образования регенерационной бластемы до полной дифференцировки всех компонентов тканей регенерирующего органа и с наступлением стадии интенсивного роста органа снижается до уровня, характеризующего нормальные ткани [33, 34, 36]. По мнению Ореховича, это повышение находится в связи с процессами формирования нового

органа, при регенерации же, идущей без образования регенерационной бластемы, согласно его данным, полученным в регенерирующей печени птиц, активность тканевых протеаз не изменяется [34].

Проведенное нами (Стриганова) [1] исследование с целью сравнительного изучения активности катепсина при нормальной и экспериментально вызванной патологической регенерации (Шаксель) у аксолотлей подтвердило данные Ореховича о повышении активности катепсина в стадии дифференцировки нормально регенерирующего органа, но далее обнаружено, что наступающее затем в стадии интенсивного роста сформированного молодого органа снижение активности катепсина не останавливается на уровне, характеризующем нормальные ткани, а идет дальше и снижается до весьма незначительных показателей деятельности катепсина. К нормальному уровню возвращается лишь в период, когда вновь регенерированная конечность не отличается от взрослой того же животного. Следовательно, на основании изложенного, можно сказать, что активность катепсина при регенерации органа закономерно изменяется, резко повышаясь в стадии дифференцировки и снижаясь до незначительных показателей в последующей стадии интенсивного роста сформированного уже органа.

Далее следует отметить полученные нами данные (Стриганова [14]), указывающие на то, что при регенерации конечности у аксолотлей наблюдаемое в стадии дифференцировки органа повышение активности катепсина имеет место не только в тканях регенерирующего органа, но и в органах, отдаленных от места регенерации (по нашим наблюдениям, в неповрежденных конечности и печени).

Эти данные позволяют нам сказать, что, повидимому, регенерация органа у аксолотлей сопровождается реакцией со стороны протеолитической системы всего организма, особенно ясно выраженной в стадии дифференцировки органа.

Исходя из этого и принимая во внимание целый ряд современных данных об изменении активности тканевых протеаз во внутренних органах у опухолевых животных (Вальдшмидт-Лейтц [39, 40], Машманн и Гельмерт [28] и др.), а также полученные нами данные о резком изменении активности катепсина в печени аксолотлей при патологической регенерации [14], можно отметить определенное сходство реакции со стороны всего организма при регенерации и злокачественном росте, по крайней мере в начальных стадиях развития этих процессов.

Для выяснения вопроса об интенсивности протеолиза регенерирующей ткани у млекопитающих нами было проведено исследование активности катепсина при заживлении экспериментальных кожных ран у крыс. [2] Исследованию были подвергнуты нормальная кожа и подкожный слой, раневой край кожи и грануляции на различных стадиях заживления ран.

Приводим средние цифры активности глицериновой вытяжки из нормальной кожи, раневого кожного края и грануляции на различных стадиях заживления ран (в см³ пошедшего на титрование 0.05 *N* спиртового раствора КОН на 1 см³ смеси):

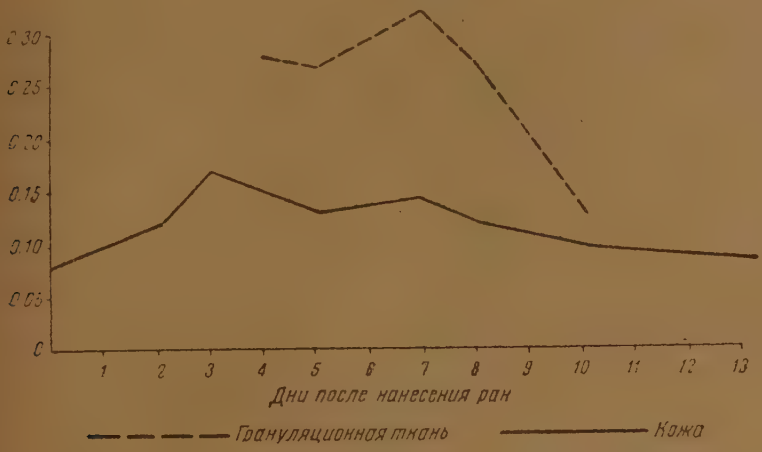
Нормальная кожа	0.08		
Нормальная подкожная ткань	0.08		
Регенерирующая кожа: 2-й день	0.12	Грануляция:	—
3-й „	0.17		—
4-й „	0.15		0.28
5-й „	0.13		0.27
7-й „	0.14		0.32
8-й „	0.12		0.27
10-й и 11-й день	0.10		0.13
12-й „ 14-й „	0.09		—

[1] Готовится к печати [14].

[2] Эта часть работы проведена Стригановой [13].

Полученные в этом исследовании результаты, как видно из приведенных данных, показали прежде всего, что активность катепсина в нормальной коже крыс очень незначительна. Это вполне соответствует литературным данным, указывающим, что кожа и мышцы в отношении катепсина занимают последнее место среди других тканей организма млекопитающих (Вальдшмидт-Лейтц[40], Клейнманн и Вер[22], Машманн и Гельмерт[28]). Далее полученные нами данные показали, что активность катепсина в регенерирующей коже крыс при заживлении ран значительно повышается как в раневом крае кожи, так и в грануляциях, причем активность катепсина в грануляциях оказывается гораздо выше (в 2—3 раза), чем в раневом крае кожи.

Наибольшее повышение наблюдается на 3-й день в раневом крае кожи и на 7-й день в грануляционной ткани (фиг. 3).



Фиг. 3. Активность катепсина в регенерирующей ткани

При этом следует отметить, что активность катепсина в грануляциях была особенно резко повышенной (до 0.40 и выше), когда заживление ран протекало с образованием особенно пышных, мощных грануляций и, наоборот, в отдельных случаях, где имели место вялые грануляции с некрозом в отдельных участках раны, повышения активности катепсина не наблюдалось совсем или оно было выражено незначительно (в одном случае катепсин полностью отсутствовал). Это наблюдение находится в полном согласии с данными других авторов[29, 39, 40], указывающих на отсутствие катепсина в некротических участках злокачественной опухоли, что является, по мнению авторов, следствием разрушения указанного фермента в результате наступающих специфических процессов, обусловливающих некроз тканей[29].

При сопоставлении полученных нами данных об активности катепсина в регенерирующей ткани с клинической и морфологической картиной заживления ран можно отметить, что наблюдаемое при заживлении ран повышение активности катепсина в регенерирующей ткани наиболее отчетливо выступает и достигает максимального подъема в период интенсивного роста молодой грануляционной ткани и последующей дифференцировки клеточных элементов в ней.

На основании вышеизложенного, мы можем сделать следующие выводы.

1. В течение процесса заживления экспериментальных кожных ран у крыс грануляционная ткань отличается повышением дыхания и увеличением гликолиза, приближаясь по характеру обмена к эмбриональной

ткани; обмен поврежденной и регенерирующей кожи сдвигается в сторону преобладания гликолиза, приближаясь к обмену опухоли.

2. Процесс заживления ран сопровождается уменьшением гликогена в регенерирующей ткани, в наибольшей степени выраженным на 5-й день, т. е. на более ранней стадии роста.

3. При заживлении ран у животного наблюдается значительное повышение дыхательного коэффициента, достигающего максимального подъема на 5—8-й день, т. е. в стадии интенсивного роста грануляций.

4. Во время заживления кожных ран у животных наблюдаются определенные сдвиги в углеводном обмене внутренних органов, сопровождаемые рядом морфологических изменений.

5. В регенерирующей ткани при заживлении ран уменьшается количество креатин-, пиро- и ортофосфата. В стадии интенсивного роста грануляций в крови животного увеличивается количество общего фосфора, кислоторастворимого, неорганической фосфорной кислоты и пирофосфата.

6. Активность катепсина в регенерирующей ткани (раневой край кожи и грануляции) на определенных стадиях заживления ран повышается, причем активность катепсина в грануляциях гораздо выше, чем в раневом крае кожи.

7. Наблюдаемое при заживлении ран повышение активности катепсина в регенерирующей ткани особенно резко выступает в период интенсивного роста грануляций и дифференцировки клеточных элементов в ней.

Лаборатория механики развития.
Институт эволюционной морфологии.
Академия Наук СССР.

Поступило
2. II. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Астрахан В., Материалы к изучению закономерностей в процессе регенерации, Москва, 1929.
[2] Владимирова Е., Содержание молочной кислоты в регенерирующей конечности аксолотля, Тр. лабор. эксп. зоол. и морфол. АН, 4, 1935,
[3] Владимирова Е., Содержание аминокислот в регенерирующей конечности аксолотля на разных стадиях регенерации, там же, 4, 1935.
[4] Гирголав С., О причинных моментах регенеративных процессов, Вестн. хирург., 24, 1924.
[5] Гольдберг И., О содержании общего и остаточного азота в крови при заживлении ран, Тр. Архангельского мед. ин-та, 1934.
[6] Иниксон И., Содержание глютатиона в регенерирующей ткани у млекопитающих, Врач. дело, 12, 1935.
[7] Магат М., К вопросу об источниках энергии бластоматозной клетки, Вопросы онкологии, 6, 1934.
[8] Морозов В. и Стриганова А., Стимулирующее действие эмбрионального экстракта на заживление ран у млекопитающих, Тр. медико-биол. ин-та, 3, 1934.
[9] Рывкина Д., Гликолиз и дыхание при хроническом воспалении и регенерации, Арх. патол., анатом. и физиол., 2, 1936.
[10] Рывкина Д., Об изменении обмена отдаленных органов при регенерации у млекопитающих (в печати).
[11] Рывкина Д., О гликолизе и дыхании ткани при экспериментальном дегтярном раке, Врачебное дело, 8, 1934.
[12] Рывкина Д., Содержание гликогена в регенерирующей ткани млекопитающих, Изв. ОМЕН АН СССР (биолог. серия), 2, 1937.
[13] Стриганова А., О протеолизе при заживлении ран у млекопитающих (в печати).
[14] Стриганова А., О протеолизе при нормальной и патологической регенерации у амфибий, Известия АН, сер. биолог., 1939.
[15] Стриганова А., Общий газообмен при заживлении ран под влиянием эмбрионального экстракта, Советская хирург., 5, 1935.
[16] Стриганова А., Стимулирующее действие эмбрионального экстракта на заживление осложненных ран, Тр. ИЭМ, 5, 1936.
[17] Aschoff L., Pathologische Anatomie, Jena, 1923.
[18] Barfurth D., Zur Regeneration der Gewebe, Arch. mikr. Anat., 37, 1891.
[19] Bromley N. u. Orechowitsch W. N., Über die Proteolyse in den regenerierenden Geweben, II Mitteilung, Biochem. Ztschr., 272, 1934.

[20] Buchwald, Phosphates in tumor tissue, Journ. Cancer. Res., 14, 1930.
[21] Fritsch K., Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskeletts der Amphibien, Zool. Jahrb., Abt. Physiol., 30, 1911.
[22] Kleinmann H. u. Werr F., Untersuchungen über tierische Gewebeproteasen, Bioch. Ztschr., 241, 1931.
[23] Krontowski A., Beiträge zur Wirkung der Monojod- und Monobromessigsäure auf Tumoren, Ztschr. Krebsforsch., 37, 1932.
[24] Krontowski A., Grundvorgänge des energieliefernden Umsatzen in Gewebskulturen und ihre biologische Bedeutung, Arch. exp. Zellforsch., 11, 1931.
[25] Kumanomidoh, Über Veränderungen des Stoffwechsels bei der Wundheilung, Arch. Klin. Chir., 146, 1927.
[26] Lahm, Glykogengehalt der Uteruskarzinome, Ztschr. Geburtshilfe u. Gynäkologie, 92, 1928.
[27] Marchand F., Der Prozess der Wundheilung, Deutsch. Chir., 16, 1901.
[28] Maschmann E. u. Helmert E., Über Kathepsin und Peptidasen in carcinomatösen und sarkomatösen Tieren, Ztschr. physiol. Chem., 216, 1935.
[29] Maschmann E. u. Helmert E., Über die Proteolyse in Organe und Krebszellen, Ztschr. physiol. Chem., 218, 1933.
[30] Möllendorf W., Handbuch d. mikr. Anatomie d. Menschen, Bd. II, Teil 1, Berlin, 1927.
[31] Needham J., Chemical embryology, vol. 2, section 6.
[32] Okuneff N., Messung der Wasserstoffionenkonzentration in regenerierender Extremität der Krabbe Parabithades camtch., Bioch. Ztschr., 208, 1923.
[33] Orechowitsch W. N., Die Veränderung der Aktivität der Dipeptidasen in den regenerierenden Geweben von Amphibien, Bioch. Ztschr., 286, 1936.
[34] Orechowitsch W. N., Über die Aktivität des Kathepsins und der Dipeptidasen in den Geweben der regenerierenden und sich normal entwickelnden Leber der Vögel, Bioch. Ztschr., 286, 1936.
[35] Orechowitsch W. N. u. Bromley N. W., Die histolysierenden Eigenschaften des Regenerationsblastems, Biol. Zbl., 54, 1934.
[36] Orechowitsch W. N., Bromley N. W. u. Kusmina N. A., Über die Proteolyse in den regenerierenden Geweben. III Mitteilung: Die Veränderung der Aktivität der Gewebeprotease während des Regenerationsprocesses der Organe von Amphibien, Bioch. Ztschr., 277, 1935.
[37] Pentimalli F., Über den Stoffwechsel des regenerierenden Gewebes, Ztschr. Krebsforsch., 25, 1927.
[38] Pentimalli F. u. Schmidt G., Über das Verhalten der Phosphorfraktionen im Blutplasma sarkomkranker Hühner, Bioch. Ztschr., 282, 1935.
[39] Waldschmidt-Leitz E., Über den Enzymhaushalt in krebskranken Organismen, Ztschr. Krebsforsch, 42, 1935.
[40] Waldschmidt-Leitz E. u. Mc Donald E., Über Enzyme in Tumoren, Ztschr. physiol. Chem., 219, 1933.
[41] Warburg O., Обмен веществ раковой клетки, Москва, 1928.
[42] Zelinsky (цитировано по Needham J. und Lehmann), On phoshorous metabolism in embryonic life, Journ. of Exper. Biology, 14, 4, 1937.

D. RYVKINA AND A. STRIGANOVA. ON THE TISSUES METABOLISM AT WOUND HEALING

SUMMARY

A great number of papers have been published devoted to problems of regeneration, but the processes of regeneration in mammals have been studied very little. Here reparative regeneration, which in mammals is of a healing nature, merits particular attention. A considerable number of investigations have been made on the healing of wounds in mammals, but they have been devoted primarily to the question of the stimulative effect of different agents on the healing of wounds and have contributed little to an understanding of the chemical dynamics of reparative phenomena.

Our investigations aimed to elucidate local and general changes in the metabolism of tissues during regeneration in mammals. The data from these investigations show that granular tissue is characterized by an increase in respiration and glycolysis, metabolism approximating in its character that occurring in embryonic tissue. The metabolism of injured and regenerating skin, in which glycolysis tends to predominate, approximates the metabolism of a tumor. The application of an embryonic extract, stimulating the process of regeneration, accelerates metabolism during the early stages of healing.

and a return to normal occurs sooner. The process of wound-healing is accompanied by a diminution in the amount of glycogen in the regenerating tissue, this being especially marked during the early stages of growth.

During wound-healing in animals the respiration coefficient is considerably increased, registering a maximum at the stage of intensive growth of granulation, which indicates an acceleration of the processes of combustion in the body during the healing of wounds.

An increased consumption of carbohydrates takes place not only in the wound but also, apparently, in the whole organism, since during the healing of wounds in animals there are observed decided spurts in the carbohydrate metabolism of the vital organs (the liver, spleen, kidneys) and of the muscles, accompanied by a number of morphological changes.

The question was put as to whether the growing tissue has at its disposal phosphagen-like substances, the breaking up of which and the formation of free phosphates might serve as a source of energy of growth. It was found that in regenerating tissue there occurs a decrease in the amount of creatine-, pyro- and ortho-phosphates. During wound-healing there is observed in the blood of an animal an increase in the total amount of phosphorus and in the amount of acidsoluble phosphorus, inorganic phosphoric acid and pyrophosphate.

Lastly, the question was put as to changes in protein metabolism during wound-healing, particularly as to the activity of tissue proteases in regenerating tissue. The data obtained show that the activity of cathepsin extract in the granulation and the skin at the margin of the wound is considerably increased during certain stages of the healing of wounds, being much greater in the granular part of the wound than in the skin at the margin of the wound. This increase in cathepsin activity in regenerating tissue is especially marked during the period of intensive growth of granulation and of differentiation of the cellular elements therein. In wounds with flaccid, necrotic granulation this increase either is not observed at all or is very slight

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук **Classe des sciences biologiques**

А. Н. СТУДИТСКИЙ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ГИСТОГЕНЕЗУ КОСТНОЙ ТКАНИ

VII. О РОСТЕ ЗАЧАТКОВ СКЕЛЕТА КУР-КОРОТКОНОЖЕК НА ХОРИОАЛЛАНТОИСЕ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Введение

В настоящее время вопрос об автономной дифференцировке скелета конечностей птиц можно считать разрешенным [Мэрей и Гексли (Murray and Huxley, 1925), Фелл и Робисон (Fell and Robison, 1929), Студитский, 1936]. Детерминация скелета конечности происходит у птиц, повидимому, на очень ранних стадиях развития: почка конечности куриного зародыша, изолированная на 3-й — 4-й день инкубации, обнаруживает способность к автономной дифференцировке in vitro и на хориоаллантоисе.

В свете этих данных особый интерес вызывает развитие скелета у животных с наследственно обусловленными дефектами костной и хрящевой тканей. К таким животным относятся куры-коротконожки (creeper), подробно обследованные в анатомическом, эмбриологическом и генетическом отношениях Ландауэром (Landauer, 1931—1937; Landauer a. Dunn, 1930). Исследования Ландауэра показали, что особенности строения кур-коротконожек обусловливаются доминантным геном, действующим как начало, неспецифически задерживающее рост. В гомозиготном состоянии этот ген действует летально. Немногие зародыши, доживающие до 19—22 дней, развиваются с крупными недостатками, из последних специфический характер носит дефект глаз. Гетерозиготные по этому гену зародыши развиваются с хондродистрофическим скелетом.

Интерес исследователей не могли не вызвать факторы, обеспечивающие реализацию гена creeper в специфической форме хондродистрофического скелета. В течение последних лет появляются исследования, посвященные условиям развития уродств скелета у кур-коротконожек. В этих исследованиях изучается роль витаминов, эндокринных органов и различных гуморальных факторов в процессах роста и дифференцировки скелета нормальных кур и кур-коротконожек.

Изучение влияния костного экстракта на рост скелета и активность фосфатазы в костях кур-коротконожек показало полное отсутствие специфических реакций на это воздействие как у нормальных, так и у хондродистрофических кур [Ландауэр, Уфам и Рубин (Landauer, Upham a. Rubin)].

Пищевой режим, наоборот, не остается без влияния на развитие скелета кур-коротконожек. Скелет цыпленка creeper реагирует на отсутствие в пище витамина *D* быстрее и резче, нежели скелет нормального эмбриона. Признаки рахита появляются у цыплят creeper при недостаточном по витамину *D* питании быстрее, чем у нормальных цыплят (Ландауэр, 1934).

Влияние некоторых эндокринных органов на развитие хондродистрофических признаков у коротконожек исследовано Ландауэром (1937). Он

показал, что кастрация как нормальных кур, так и коротконожек не влияет на рост их длинных костей. Таким образом, удалось показать независимость развития признаков коротконожек на постэмбриональных стадиях от влияния гормона половых желез.

В доступной мне литературе я не мог найти указаний на развитие эндокринных органов у эмбрионов коротконожек, что имело бы большой интерес для анализа процесса реализации гена creeper. Впрочем, некоторые интересные в этом отношении данные можно найти в исследованиях по хондродистрофическим зародышам кур [Ландауэр, 1927, 1927 А., Сун (Sun), 1932]. Явление укорочения конечностей у цыплят, появляющееся под влиянием неизвестных факторов в течение эмбрионального развития, подробно исследовано Ландауэром. Он показал, что это явление представляет собой типичную хондродистрофию, проявляющуюся в замедлении роста и дифференцировки скелета при общем нормальном развитии остальных органов. Наибольший интерес для поставленной нами проблемы имеет анализ факторов развития хондродистрофических признаков. Исследование Дэнна (Dunn, 1927) по генетике хондродистрофии показало, что этот признак не является результатом монофакториального наследования и не обнаруживается в типичном менделевском расщеплении. Дэнн высказывает предположение, что этот признак развивается в результате химических изменений в яйце, возникающих еще в организме матери. Мысль эта подтверждается Суном, который обнаруживает сдвиги в отношении P к Ca у хондродистрофических зародышей и другие химические изменения. Исследования эндокринных органов у хондродистрофических зародышей не совсем совпадают. Ландауэр находит некоторые изменения в зобной, щитовидной, околощитовидной железах и гипофизе у эмбрионов creeper, выражающие несколько замедленную дифференцировку. Однако он считает, что дефекты развития эндокринных органов хондродистрофических зародышей — вторичной природы и не могут служить для объяснения происхождения хондродистрофии. Сун приходит к несколько иному выводу. Он находит патологические изменения во всех эндокринных органах хондродистрофических зародышей и в особенности в щитовидной и околощитовидной железах и делает заключение, что изменения зародышей вызывают недостаточность секреции щитовидной железы, которая приводит к нарушению метаболизма во всем организме зародыша. Морфологические данные обоих авторов нуждаются в проверке. Тем не менее, для анализа хондродистрофических явлений у эмбрионов creeper эти материалы имеют немаловажный интерес.

Подводя итоги немногочисленным исследованиям по анализу факторов наследственной хондродистрофии, можно сделать заключение, что развитие характерных признаков коротконожек связано с рядом определенных условий, из которых вероятны влияния эндокринных органов и солевого обмена. Встает вопрос: какова же роль этих условий в процессе развития уродств скелета у зародышей коротконожек? Как отмечалось выше, зачатки скелета у зародышей птиц детерминируются на очень ранних стадиях развития, во всяком случае задолго до появления первых признаков дифференцировки в зачатках эндокринных органов. Можно ли поэтому считать наследственные уродства детерминированными на разных стадиях развития, или они все же связаны с гуморальными и механическими влияниями в дальнейшем развитии? Выяснение этого вопроса является непосредственной задачей предлагаемого исследования.

В литературе мы находим попытки исследования свойств изолированных тканей кур-коротконожек на ранних стадиях развития. В лаборатории Ландауэра изучается рост in vitro и в хориоаллантоидных трансплантациях тканей куриных зародышей, гомозиготных по гену creeper [Дэвид (David, 1936 г.)]. Исследование показывает, что культуры in vitro фрагментов гомозиготных эмбрионов значительно переживают срок их естественной жизни. Однако ткани зародышей с определенного возраста начинают про-

являть тенденцию к замедленному росту в культурах in vitro, причем замедленный темп роста сохраняется и при длительном культивировании. В хориоаллантоидных трансплантациях фрагментов зародышей развиваются все ткани и зачатки органов; однако в хрящах наблюдается некоторое отклонение от нормального развития. Эти данные показывают, что клеточный материал зародышей-коротконожек несет в себе тенденцию к замедленному росту, обусловленную действием гена. Тем не менее летальность гомозиготных зародышей объясняется, повидимому, не свойствами клеток, а нарушением морфологических корреляций, так как клетки, при изоляции от естественных условий, обнаруживают способность к безграничному росту и к интенсивной дифференцировке.

Изложенные данные показывают, что вопрос о природе действия гена creeper нельзя считать разрешенным. Остается неясным, детерминированы ли изменения скелета уже при образовании костных зачатков или возникают только при дальнейшем развитии, в результате влияния определенных условий дифференцировки. С целью выяснения этого вопроса и были поставлены опыты, описываемые в настоящем сообщении.

Материал и методы

Оплодотворенные яйца от нормальных кур-леггорн, скрещенных с петухом-коротконожкой, получались мной из Н.-и. института птицеводства в Птицеграде. Яйца инкубировались в термостате, и на 7—8-й день инкубации вскрывались для операции. Из задних конечностей зародыша извлекались зачатки большеберцовых костей, из которых один фиксировался для гистологического исследования, а другой пересаживался на хориоаллантоис 7—8-дневного куриного зародыша. Фиксация пересадок производилась на 6—12-й день после операции. Гистологическая обработка обычная: фиксация в жидкости Гелли, в случае необходимости декальцинация в азотной кислоте, заливка в целлоидин-парафин, окраска по Маллори и Азаном по Гейденгайну. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата Аббе-Цейса.

Результаты опытов

А. Пересадки tibia 7½-дневного зародыша creeper

Морфология развивающегося скелета зародышей кур-коротконожек детально обследована Ландауэром (1931). Наиболее характерными признаками развивающегося скелета зародышей creeper он считает: общее сильное укорочение всех длинных костей, искривление tibia, увеличение fibula, задержку дифференцировки хряща и образования костной манжетки, периодические уменьшения и увеличения хрящевых клеток по сравнению с соответственными клетками нормальных зародышей, замедление развития костного мозга, уменьшение костномозговой полости и ряд других признаков. Я располагал слишком малым количеством материала для того, чтобы иметь возможность проверить описание Ландауэра. Однако, даже при изучении иллюстративного материала Ландауэра, бросается в глаза неточность его описаний, снижающая ценность его исключительно интересной работы.

Величина хрящевых клеток ни в каком случае не может быть критерием для установления различий между зачатками костей, так как эта величина чрезвычайно изменчива даже в пределах эпифиза, не говоря уже о целом зачатке. Во всяком случае этот признак мог бы быть убедительным, если бы вместо микрофотограмм при малых увеличениях были бы даны средние величины промеров большого количества клеток. Указания на слабое развитие костного мозга в большеберцовых костях зародышей creeper можно считать недоразумением, так как по фотограмме автора

(фиг. 10) видно, что через кость сделан косой срез, а на изображениях правильно продольно разрезанных костей (фиг. 15) видна прекрасно развитая костномозговая полость.

В силу этого на том небольшом материале, которым я располагал, я принимал во внимание только совершенно не подлежащие сомнению признаки, к которым следует отнести запаздывание дифференцировки хряща, запаздывание в развитии костной манжетки, замедленный рост костей, характерное искривление tibia и компенсаторное увеличение размеров fibula. Все эти признаки нетрудно обнаружить на всех стадиях развития этой части конечности.

Фиг. 1. Зачатки tibia куриных зародышей от петуха-коротконожки и нормальных кур-леггорн в начале 8-го дня инкубации.
Вверху — нормальные, внизу — коротконожки.
Все рисунки сделаны со срезов, окрашенных по Маллори, с помощью рисовального аппарата Аббе-Цейса, объектив — О, окуляр Цейса × 5 Цейса
Fig. 1. Modèles cartilagineux de tibia d'embryons de poulets provenants d'un coq-creeper et poules-Leghorn normales, au début du 8-ème jour d'incubation.
En haut — normaux, en bas — creeper.
Toutes les figures sont faites d'après les coupes colorées d'après Mallory à l'aide de l'appareil Abbé-Zeiss, objectif O, oculaire Zeiss × 5 Zeiss

В начале 8-го дня инкубации tibia, как и все другие длинные кости эмбрионов creeper, проявляет признаки некоторого отставания в развитии (фиг. 1). Размеры хрящевых зачатков tibia на этой стадии развития уже несколько отстают от размеров нормального развивающегося скелета. Средняя длина tibia коротконожек на этой стадии 1.9 мм, нормальных эмбрионов — 2.2 мм. Отставание дифференцировки характеризуется запозданием развития костной манжетки. В то время как у одной половины эмбрионов (нормальных) костная манжетка уже ясно видна на окрашенных препаратах, другая половина (creeper) имеет зачатки tibia, совершенно лишенные костной манжетки. В гистоструктуре зачатков я не мог обнаружить заметных различий. Искривление tibia, характерное для эмбрионов creeper, заметно в некоторых экземплярах и на этой стадии. Внутренний угол изгиба при этом направлен в сторону fibula (№№ 94, 98, 100 фиг. 1). Искривление очень незначительно.

Наиболее ясные результаты пересадок этой группы дала серия 90—101А, включающая 13 трансплантаций. Эта группа состояла из 12 эмбрионов — 6 creeper и 6 нормальных. Вскрытие произведено через 11 дней. Результаты исследования трансплантатов показали, что в обеих группах пересадок — и нормальных, и creeper — идет интенсивный рост (фиг. 2 и 3). При изучении продольных срезов через среднюю часть обеих групп нельзя найти заметных различий ни по одному признаку. Размеры выросших зачатков колеблются между 12.5 и 15 мм. В обеих группах часть костей развивается совершенно нормально: в диафизарной части резорбируется хрящ и образуется хорошо развитая костномозговая полость; костная ткань типичной структуры развивается в виде песочных часов вокруг костномозговой полости; в эпифизах начинаются процессы резорбции, о которых можно судить по внедрению кровеносных сосудов. Сравнивая такие выросшие на хориоаллантоисе зачатки костей с соответственными зачатками нормальных костей, развивающихся в естественных условиях

можно видеть, что по структуре они приближаются к костям 14—15-дневного эмбриона. Колебания в величине связаны, повидимому, с интенсивностью роста хряща: в более длинных костях хрящевая часть длинная и тонкая, в коротких — короткая и толстая.

Точно так же в обеих группах можно найти и уродливые кости, развивающиеся с заметным искривлением в той или другой части (фиг. 2, 101, фиг. 3—91). Структура развивающихся неправильно костей большей частью совершенно одинакова как в группе creeper, так и в группе нормальных эмбрионов. Внутренний угол изгиба заполняется костной тканью, имеющей характерную регуляционную структуру: перекладины костной ткани ориен-

Фиг. 2. Зачатки tibia зародышей-коротконожек 7 дней инкубации после 11 дней культивирования на хорионаллантоисе
Fig. 2. Modèles cartilagineux de tibia d'embryons creeper de 7 jours d'incubation, après 11 jours de culture sur le chorioallantoïs

гируются радиально, сходясь в вершине угла. На противоположной стороне костная ткань развивается слабо.

Оценивая общий результат пересадок зачатков tibia на этой стадии, можно сказать, что, соответственно слабым изменениям скелета зародышей creeper, в пересадках также незаметно резких различий в росте tibia коротконожек и нормальных зародышей. Развивающиеся деформации — искривления — незначительны и, повидимому, связаны с условиями развития на хорионаллантоисе, так как образуются в обеих группах. Следует отметить, что fibula развивается сходно в обеих группах, не выделяясь своими размерами в группе пересадок конечностей коротконожек (фиг. 2—101).

В структуре хрящевой ткани трансплантатов обеих групп нельзя заметить никаких отчетливых различий.

Б. Пересадки tibia 8-дневного зародыша creeper

К концу 8-го дня инкубации различия между зародышами creeper и нормальных кур становятся очень заметными. Зародыши creeper явно отстают в развитии. Зачатки длинных костей значительно короче соответственных элементов скелета нормальных зародышей. Особенно характерные черты можно найти в зачатках tibia. Эти скелетные элементы на

изучаемой стадии отличаются заметным искривлением оси и замедленным развитием костной манжетки. Средняя величина tibia зародышей creeper, определенная по 6 экземплярам, — 2,1 мм, нормальных зародышей — 3,2 мм.

Фиг. 3. Зачатки tibia нормальных куриных зародышей 7 дней инкубации после 11 дней культивирования на хорионаллантоисе
Fig. 3. Modèles cartilagineux de tibia d'embryons de poules normales au 7-ème jour d'incubation, après 11 jours de culture sur le chorioallantoïs

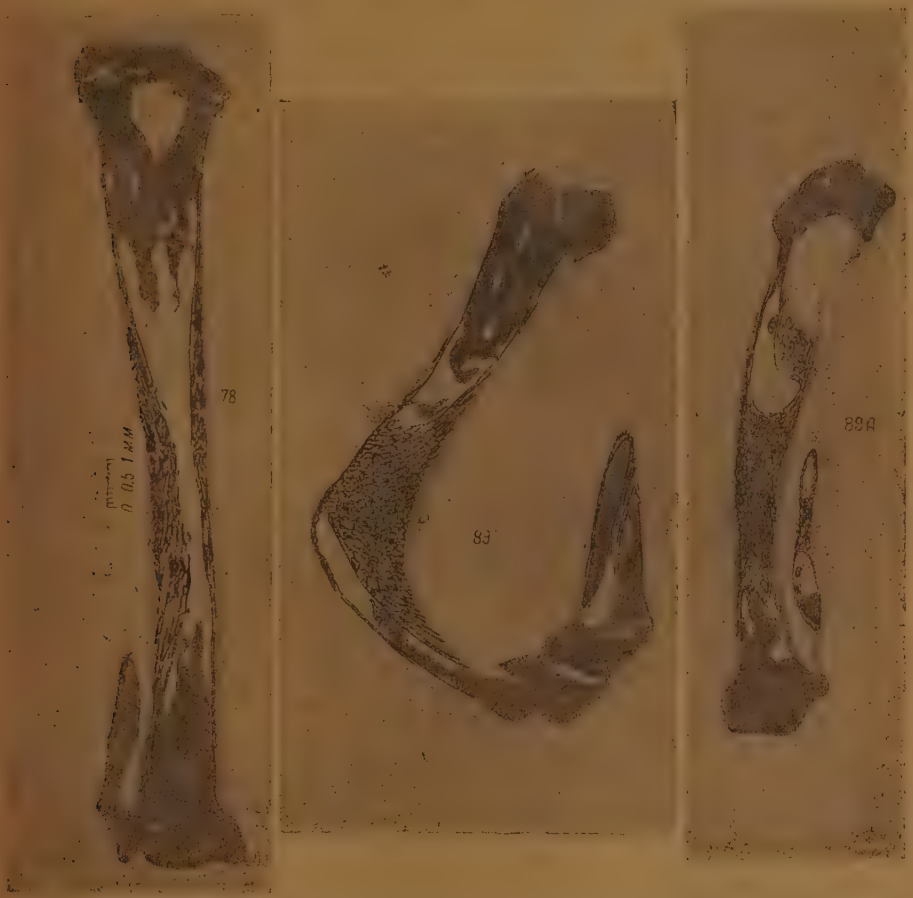
Фиг. 4. Зачатки tibia куриных зародышей от петуха-коротконожки и нормальных кур-леггорн к концу 8-го дня инкубации
Fig. 4. Modèles cartilagineux de tibia d'embryons de poulets provenants d'un coq-creeper et de poules-Leghorn normales, au bout de huit jours d'incubation

Таким образом, за короткий период tibia нормальных зародышей увеличивается на 45%, а зародышей creeper всего только на 10% — разница в скорости роста очень заметная.

Наиболее ясные результаты дала серия 75—89А, состоящая из 16 пересадок. В этой группе 7 зародышей оказались creeper, 9 — нормальными (фиг. 4).

Вскрытие произведено через 12 дней после операции. Исследование выросших на хориоаллантоисе костей в этой серии дало уже несколько иные результаты, нежели в предыдущей.

Зачатки tibia коротконожек развиваются в общем соответственно тем изменениям, которые наметились к моменту операции. Часть пересадок развивается в виде совершенно нормальных костей (фиг. 5—78). Контрольные зачатки обнаруживают сравнительно слабые изменения (фиг. 4—78).

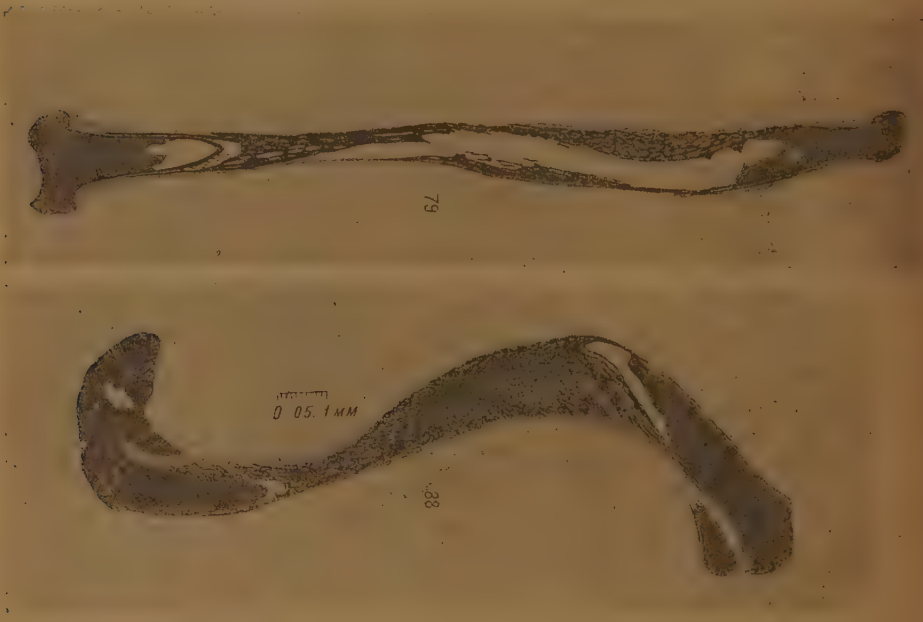


Фиг. 5. Зачатки tibia зародышей коротконожек 8 дней инкубации после 12 дней культивирования на хориоаллантоисе

Fig. 5. Modèles cartilagineux d'embryons creeper au 8-ème jour d'incubation, après 12 jours de culture sur le chorioallantoïs

Искривление tibia невелико, хотя и достаточно ясно выражено. Сильные деформации tibia выравниваются в меньшей степени при развитии на хориоаллантоисе. Зародыш № 89 к моменту операции имел признаки резко выраженного отставания в развитии и сильное искривление tibia. Высаженные обе tibia выросли до размеров 12 мм и 14 мм. Одна обнаруживает типичное искривление с регуляционной структурой (фиг. 5—89). Другая слабо искривлена, но строение ее не нормально: дистальный конец очень тонок (фиг. 5—89A). Подобные дефекты развития встречаются, впрочем, и в пересадках tibia нормальных зародышей (фиг. 6—79).

Зачатки tibia нормальных зародышей развиваются также соответственно своим размерам и общему строению. Длинные тонкие зачатки вырастают более длинными и тонкими, чем короткие и толстые (фиг. 4—79, фиг. 6—79). Зачатки, отличающиеся крупными размерами, достигают значительно более крупных размеров в пересадках, нежели мелкие. Так, хрящевая болванка № 83 (фиг. 4), имея в длину к моменту операции 3,3 мм, в течение 12 дней культивирования выросла до 18 мм, в то время как болванка № 87 (фиг. 4), имевшая в длину к моменту операции 2,8 мм, выросла всего до 13 мм и получила сильное искривление. Зачатки fibula, при образовании деформаций в tibula, не увеличиваются в размерах, как это бывает при естественном росте костей у зародышей коротконожек. Как обычно, развивается только их проксимальный отдел, дистальный же постепенно сходит на-нет (фиг. 5—89А).



Фиг. 6. Зачатки tibia нормальных куриных зародышей 8 дней инкубации после 12 дней культивирования на хориоаллантоисе
Fig. 6. Modèles cartilagineux de tibia d'embryons de poules normales au 8-ème jour d'incubation, après 12 jours de culture sur le chorioallantoïs

Резюмируя результаты этой серии опытов, можно сказать, что развитие tibia коротконожек в пересадках на хориоаллантоисе, по достижении стадий развития, характеризующихся признаками creeper, идет не вполне нормально. Скорость роста как в группе коротконожек, так и в группе нормальных зародышей, одинакова, развитие хряща, образование костномозговой полости, дифференцировка и образование регуляционных структур в костной ткани идут в обеих группах сходно. Но исправление недостатков, развившихся в зачатке к моменту операции, может иметь место только в тех случаях, если эти недостатки невелики. В таких случаях, после 12-дневного культирования, трансплантат имеет вид совершенно нормально сформированной кости. Все же и в других случаях нельзя не заметить, что при изоляции от естественно окружающих его тканей, зачаток tibia коротконожек получает явную тенденцию к нормальному развитию. Характерным примером является опыт № 89, в котором 2 tibia

одного зародыша развились — одна с сильным искривлением, другая — с очень незначительным.

Обсуждение результатов опытов и основные выводы

Результаты наших опытов показывают, что зачатки костей, претерпевающих деформацию при развитии зародышей creeper, в условиях гуморальной среды нормального куриного зародыша развиваются иначе, нежели в естественном положении. Хрящевая ткань tibia коротконожек развивается нормально и не отстает по скорости роста от хрящевой ткани нормальных зародышей. Происходит типичная дифференцировка перихондральной костной ткани и развитие нормальной костномозговой полости. Васкуляризация эпифизов tibia как нормальных зародышей, так и коротконожек, совершенно одинакова. Таким образом, вопрос о ранней детерминации наследственных деформаций скелета решается в отрицательном смысле. Однако в течение процесса развития в подверженных деформации элементах скелета возникают изменения, которые делаются все труднее и труднее обратимыми. Незначительные искривления оси и отставание в развитии костной манжетки, при культивировании tibia коротконожки на хориоаллантоисе нормального зародыша, большей частью исправляются. Во всяком случае в опытах с 7-дневными зародышами количество деформированных при развитии на хориоаллантоисе костей одинаково и незначительно при пересадках tibia как коротконожек, так и нормальных зародышей. Возникающие к концу 7-го дня инкубации изменения в tibia коротконожек — искривление оси, отставание в росте — ликвидируются не всегда. В случаях, когда искривление оси очень значительно, в пересадках развивается кривая кость, с характерной для tibia коротконожек регуляционной структурой костной ткани в месте изгиба. В размерах выросших на хориоаллантоисе костей, в соотношении костной и хрящевой тканей, в развитии костнохрящевой полости опять нельзя найти различий между коротконожками и нормальными зародышами.

Материалы этих опытов показывают таким образом, что наследственные деформации tibia кур-коротконожек не детерминированы на ранних стадиях развития. Встает вопрос, каков же механизм образования этих деформаций. Исследования Ландауэра (1927—1932) показали, что развитие регуляционных, или как он их называет „функциональных", структур в эмбриональном костном скелете связано с механическими силами, возникающими в остеогенной ткани в течение процесса дифференцировки скелета. Специально поставленными для выяснения этого вопроса опытами (Студитский 1934, 1936) мне удалось показать, что главная роль в процессе развития структуры костной ткани в первичном скелете принадлежит хрящевому зачатку, который своим ростом создает в окружающей остеогенной ткани натяжения, определяющие ориентацию костных балок.

В скелете зародышей creeper условия развития, повидимому, прежде всего определяют замедленную и несовершенную дифференцировку хрящевой ткани, которая в tibia, вероятно под давлением окружающих тканей, приобретает искривление оси. Это искривление компенсируется развитием регуляционных структур перихондральной костной ткани и увеличением fibula. Такое представление о механизме деформации скелета creeper целиком подтверждается опытами, описанными в настоящем сообщении.

Деформации tibia в пересадках на хориоаллантоисе развиваются как в группе коротконожек, так и в группе нормальных зародышей. Эти деформации образуются как в группе $7^1/_2$-дневных, так и в группе 8-дневных зародышей-коротконожек. Но между ними нельзя не заметить существенного различия. В первом случае искривление оси еще недостаточно ясно наметилось в tibia эмбриона, и если и развивается в пересадке, то направление изгиба носит совершенно случайный характер. Угол изгиба

в естественных условиях всегда раскрыт в сторону fibula. В пересадках это условие не соблюдается (фиг. 2—101), что ясно указывает на зависимость искривления от внешних условий развития пересадки среди хориоаллантоидных тканей. В группе пересадок tibia 8-дневного возраста искривление, если оно не исправляется при развитии в гуморальных условиях нормального зародыша, принимает типичную форму: угол изгиба раскрыт в сторону fibula (фиг. 2—89А). Однако пересадки двух tibia одного и того же зародыша показывают зависимость развития искривления от механических условий. В одном случае искривление может быть очень значительным (фиг. 5—89), в другом — совершенно ничтожным (фиг. 5—89 А), хотя оба пересаженных зачатка к моменту операции были идентичны и имели явные признаки деформации.

Резюмируя все изложенное, можно сделать следующие заключения.

1. При пересадках tibia и fibula зародыша кур-коротконожек на хориоаллантоидную оболочку нормального зародыша развивается нормально дифференцирующаяся хрящевая ткань, перихондральная костная ткань и костномозговая полость. Размеры пересадок большей частью соответствуют размерам пересаживаемых зачатков. Как нормальные, так и creeper зачатки достигают тем больших размеров при культивировании на хориоаллантоисе, чем крупнее высаживаемая хрящевая болванка. Размеры tibia коротконожек при развитии на хориоаллантоисе не отличаются от нормальных.

2. Развитие характерного для tibia коротконожек искривления оси имеет место в пересадках обеих групп: нормальных и коротконожек. Однако в пересадках tibia $7^1/_2$-дневных зародышей-коротконожек, в которых искривление намечено слабо, кость развивается большей частью нормально. Если же бывают искривления оси, то они носят случайный характер и связаны, повидимому, с механическими условиями роста на хориоаллантоисе. Зачатки старшего возраста (8 дней инкубации) исправляют искривление оси при развитии в пересадке реже. Однако образующееся искривление явно определяется механическими факторами, так как в некоторых случаях два зачатка tibia от одного зародыша с явными признаками creeper при развитии на хориоаллантоисе приобретают различное строение.

3. Уродство скелета creeper не детерминировано на ранних стадиях развития. Оно появляется в результате задержки развития хрящевой и костной тканей, вызываемой, повидимому, гуморальными условиями, создающимися в развивающемся зародыше creeper. Задержка развития хрящевой ткани определяет изменения хрящевой модели, что вызывает развитие компенсационных структур костной ткани. При помещении хрящевого зачатка в нормальные гуморальные условия вся система развивается нормально.

4. Опыты подтверждают высказанную мной ранее (1934) мысль о ведущей роли хрящевой модели в формообразовательных процессах в скелете.

Отделение гистогенеза
Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова
Академия Наук СССР

Поступило
3. VIII. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

1 Студитский А., Труды 1-й гистологической конференции в Москве, 1934.
2 David P. R., Roux'Archiv, Bd. 135, 1937.
3 Dunn L. C., Roux'Archiv, Bd. 110, 1927.
4 Fell H. a. Robison, Biochem. Journ., v. 23, 1929.
5 Landauer W. a. L. Dunn, Journ. Gen., v. 23, 1930.
6 Landauer W., Roux'Archiv, Bd. 110, 1927; Virchows Archiv, Bd. 271, 1929; Zeitschr. mikr.-anat. Forsch., Bd. 25, 1931; Zeitschr. mikr.-anat. Forsch., Bd. 32, 1933; Am. Journ. Anat., v. 55, 1934.

[7] Landauer W., E. Upham a. F. Rubin, Journ. Biol. Chem., v. 108, 1935.
[8] Murray P. a. J. Huxley, Journ. Anat., v. 59, 1925.
[9] Studitsky A., Zschr. Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 24, 1936.
[10] Sun T. P., Physiol. Zool., v. 5, 1932.

A. N. STUDITSKY. RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR L'HISTOGÈNESE DU TISSU OSSEUX

VII. DU DÊVELOPPEMENT DU MODÈLE CARTILAGINEUX DU SQUELETTE DES POULES CREEPER SUR LE CHORIOALLANTOIS

RÈSUMÈ

Les résultats fournis par nos expériences montrent que le modèle cartilagineux des os qui subissent une déformation au cours du développement de l'embryon creeper, dans le milieu humoral de l'embryon de poulet normal, se développe autrement qu'à l'état naturel. Le tissu cartilagineux du tibia de creeper se développe normalement et n'est pas en retard sur le tissu cartilagineux des embryons normaux. Une différenciation typique du tissu osseux périchondrial s'opère et il se forme des cavités médullaires normales. La vascularisation des épiphyses des tibias est absolument identique chez les embryons normaux et les creeper. Par conséquent la question d'une détermination précoce des déformations héréditaires du squelette est résolue négativement. Cependant, au cours du processus de développement des éléments du squelette soumis à la déformation, il se produit des troubles qui deviennent de plus en plus difficilement réversibles. Les incurvations légères de l'axe et les retards de développement peu importants du manchon osseux lorsque le tibia de creeper est cultivé sur le chorioallantoïs d'un embryon normal, la plupart du temps se rétablissent. En tout cas, dans les expériences avec des embryons de 7 jours, le nombre des déformations osseuses dans le développement sur le chorioallantoïs est peu élevé et le même dans la transplantation du tibia des creeper que des embryons normaux. Les troubles qui apparaissent au bout du 7-ème jour d'incubation dans le tibia creeper — les incurvations de l'axe, ne disparaissent pas toujours au cours du développement. Dans les cas où l'incurvation de l'axe est très marquée, les transplantations donnent un os incurvé avec une structure de régulation du tissu osseux à l'endroit de l'incurvation, caractéristique au tibia des creeper. Les dimensions des os qui se sont développés sur le chorioallantoïs, le rapport des tissus osseux et des tissus cartilagineux, le développement des cavités médullaires ne distinguent en rien les creeper des embryons normaux.

Les matériaux de ces expériences indiquent de cette manière que les déformations héréditaires du tibia de creeper ne sont pas déterminées aux stades précoces du développement. Une question se pose: quel est le mécanisme de ces déformations? Les recherches de Landauer (1917—1932) ont montré que le développement de la structure de régulation (en commun il l'appelle „de fonction") dans le squelette osseux de l'embryon est soumis à des forces mécaniques issues du tissu ostéogène, au cours du processus de différenciation du squelette. Les expériences entreprises spécialement en but d'élucider cette question (Studitsky, 1934—1936) m'ont permis de montrer que le rôle principal dans le développement de la structure du tissu osseux dans le squelette primaire revient au modèle cartilagineux qui, en se développant, engendre dans le tissu ostéogène environnant une tension qui détermine l'orientation des travées osseuses.

Dans le squelette de l'embryon creeper les conditions de développement semblent déterminer avant tout une différenciation ralentie et imparfaite du tissu cartilagineux qui, dans le tibia, sous la pression des tissus environnants, entraîne une incurvation de l'axe. Cette incurvation est compensée par le développement d'une structure de régulation du tissu osseux périchondrial et une augmentation de fibula. Cette conception du mécanisme de la déformation du

squelette creeper est entièrement confirmée par les expériences rapportées dans la présente communication.

Les déformations du tibia, dans les transplantations sur le chorioallantoïs, apparaissent aussi bien dans le groupe des creeper que dans celui des embryons normaux. Ces déformations se produisent également pour le groupe des embryons creeper de 7 jours et demi et de 8 jours. Cependant, on ne peut manquer de remarquer entre eux une différence notable. Dans le premier cas l'incurvation de l'axe du tibia de l'embryon n'apparaît pas encore d'une manière suffisamment précise et si elle se développe dans la transplantation, la direction de l'incurvation revêt un caractère tout à-fait accidentel. L'angle d'incurvation dans les conditions naturelles est toujours ouvert du côté de fibula. Dans les transplantations cette condition fait défaut (fig. 2, 101), ce qui indique clairement que l'incurvation est sous l'influence des conditions extérieures du développement du greffon au milieu des tissus chorioallantoïdiens Dans le groupe des transplantations du tibia, âgé de 8 jours, l'incurvation lorsqu'elle ne se corrige pas au cours du dévoloppement dans les conditions humorales d'un embryon normal, prend une forme typique: l'angle est ouvert du côté de fibula (fig. 2, 89 A). Cependant, la transplantation des deux tibia d'un même embryon montre que le développement de l'incurvation dépend des conditions mécaniques. Dans un cas l'incurvation peut être très importante (fig. 5, 89) et minime dans l'autre (fig. 5, 89 A) bien que les deux modèles cartilagineux étaient identiques au moment de l'opération et portaient clairement des indices de déformation.

Résumant ce qui précède, nous pouvons tirer les conclusions suivantes:

1. Lorsque l'on transplante les tibia--fibula d'embryons de poule creeper sur les membranes chorioallantoïdiennes d'un embryon normal se développe un tissu cartilagineux qui se différencie normalement ainsi que du tissu osseux périchondrial et des cavités médullaires. Les dimensions des greffons, la plupart du temps, correspondent à celles des modèles transplantés. Les modèles normaux tout comme creeper cultivés sur le chorioallantoïs acquièrent des dimensions d'autant plus grandes que le moule cartilagineux transplanté est plus grand. Les dimensions du tibia de creeper développé sur le chorioallantoïs ne se distinguent en rien de celles des normaux.

2. Le développement de l'incurvation de l'axe caractéristique au tibia des creeper se produit en cas de transplantation pour les deux groupes: normaux et creeper. Cependant, dans les transplantations du tibia d'embryon creeper de 7 jours et demi qui ne présentait qu'une faible tendance, l'os, le plus souvent, se développe normalement. S'il y a incurvation de l'axe, elle est accidentelle et relève sans doute des conditions mécaniques de développement sur le chorioallantoïs. Les modèles cartilagineux plus âgés au 8-ème jour d'incubation ne parviennent à rectifier l'incurvation de l'axe, au cours du développement dans la transplantation, que plus rarement. Cependant, les déformations relèvent nettement de facteurs mécaniques puisque dans certains cas, deux modèles de tibia provenant du même embryon porteurs d'indices creeper francs, au cours du développement sur le chorioallantoïs révélent une structure différente.

3. Les difformités du squelette creeper ne sont pas encore déterminées aux stades précoces du développement. Elles apparaissent à la suite d'un retard du développement des tissus osseux et cartilagineux, provenant sans doute des conditions humorales qui se sont formées dans l'embryon creeper en croissance. Le retard du développement du tissu cartilagineux détermine les troubles du modèle cartilagineux, d'où formation d'une structure de compensation du tissu osseux. Lorsque le modèle cartilagineux est placé dans des conditions humorales normales, tout le système se développe normalement.

4. Les expériences viennent confirmer l'opinion que j'ai émise auparavant (1934) sur le rôle vecteur du modèle cartilagineux dans les processus de formation du squelette.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1939
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Отделение биологических наук — Classe des sciences biologiques

А. А. ВОЙТКЕВИЧ

О МЕТОДЕ ТИРЕОИДЕКТОМИИ ПТИЦ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузеном)

Техника удаления щитовидной железы у большинства млекопитающих, благодаря особенностям топографии органа, сравнительно проста. В работах Гофмейстера [14, 15], Глея [12], Базингера [5], Симпсона [22, 23] и др. приведены результаты многочисленных опытов тиреоидектомии на различных млекопитающих.

На птицах операция тиреоидектомии, напротив, технически весьма трудна, в связи с чем количество соответствующих работ крайне ограничено, хотя первые опыты экстирпации щитовидной железы проведены на птицах несколько раньше, чем на млекопитающих.

Незначительное количество особей, которыми располагали авторы, должно быть всецело отнесено за счет технических трудностей, возникающих при операции. Фермелен [24] даже склонен считать полное удаление щитовидных желез у птиц невозможным. В имеющихся работах авторы, как правило, ограничиваются весьма краткими указаниями относительно техники операции. При постановке собственных экспериментов этих указаний оказывается недостаточно, и исследователь вынужден вырабатывать свою методику, которая не во всех случаях приводит к положительным результатам. Поэтому мы взяли на себя задачу специально поделиться опытом в отношении техники экстирпации щитовидной железы у птиц.

Первые опыты тиреоидектомии птиц произвели Эвальд и Роквелл [10]. Объектом служили взрослые голуби, представляющие (см. ниже) наибольшие трудности в отношении операции. В работе обстоятельно описан ход самой операции и ее последствия. Некоторые отмеченные авторами методические моменты имеют значение и теперь.

Авторы, однако, не указывают количества опытных животных, и поэтому нельзя точно установить, располагали ли они полностью тиреоидектомированными голубями.

В 1904 г. Ланц [16] опубликовал работу, в которой сообщает о наблюдениях, сделанных им 10 лет назад на двух молодых тиреоидектомированных курочках (методика не указана), одна из которых через 5 мес. после операции отложила яйцо очень малых размеров (в десять раз меньше нормы).

Значительно позже Парон и Парон-сын [18] произвели удаление щитовидных желез (методика не указана) у молодых гусей. Операция производилась в два приема: сначала удалялась одна доля, через несколько дней — другая. Из 8 оперированных гусят выжили 5, причем, как указывают сами авторы, в отношении чистоты удаления 4 птицы вызывали сомнения. В результате операции наблюдалось торможение роста птиц и развития перьевого покрова. Б. Завадовский [1] указывает, что проведенные им „пробы тиреоидектомии" на курах показали, что у оперированных птиц проис-

ходит ослабление роста пера и изменение его структуры. Автор не указывает, было ли достигнуто полное удаление тиреоидной ткани.

Кру[8] описывает одного полностью тиреоидектомированного петуха-камина, у которого в течение года не наступала линька. Побочным результатом операции была эмфизема, распространившаяся не только на область, непосредственно граничащую с местом операции, но и на сережки. В следующей работе Кру[8] произвел тиреоидектомию 12 петушков-каминов. Дальнейшие наблюдения велись над 4 петушками, у которых в результате операции смена оперения запаздывала. Вновь развившиеся перья сильно отличались от нормальных.

Гринвуд и Блис[13] в большом исследовании, наряду с опытами тиреоидизации, приводят данные о результатах тиреоидектомии цыплят бурых леггорнов различного возраста. Операции были проведены на 15 птицах, однако полное удаление железы было достигнуто лишь у одного-двух экземпляров. Авторы описывают методику экстирпации железы и указывают на трудности, какие встречает операция в связи с положением органа. Из описания методики, применявшейся авторами, видно, что она не обеспечивает полноты удаления, ввиду имевшего место повреждения паренхимы органа и последующей регенерации.

Шварц[20] оперировал 10 молодых плимутроков, и лишь у двух (♂ и ♀) ему удалось достичь полной экстирпации тиреоидной ткани. У оперированных смена оперения тормозилась, и наблюдалось изменение формы вновь отрастающих перьев. Автор описывает топографию органа и кратко излагает методику удаления, специально указывая на необходимость последующего гистологического обследования области щитовидной железы для констатации полноты удаления. Несколько подробнее методику экстирпации щитовидных желез у птиц (голуби) описывают Затворницкая и Зимницкий[2], неправильно ссылась при этом на отсутствие в литературе соответствующих данных. Метод авторов не гарантирует полноты удаления, да они и не ставили перед собой такой задачи, ограничиваясь парциальной тиреоидектомией. В следующей работе[3], описывая состояние гипофиза при частичной тиреоидектомии, авторы также не располагали ни одним случаем полной тиреоидектомии. Нотер[17] указывает на трудности, с которыми связано удаление щитовидной железы у птиц. Попытки автора достичь полной ее экстирпации у кур не увенчались успехом.

Бенуа и Арон[6] в кратком сообщении приводят данные о торможении развития тестикулов у тиреоидектомированных петухов (белые и золотистые леггорны) и селезней (руанские и пекинские). Полное удаление было достигнуто лишь в единичных случаях (из 12 оперированных селезней у 11 имела место регенерация тиреоидной ткани). Не описывая техники операций, авторы указывают на ее трудности.

Лекторский и Кузьмина[4] располагали значительным числом полно тиреоидектомированных птиц. Они описывают изменения в общем росте и развитии перьевого покрова у 27 тиреоидектомированных цыплят-леггорнов. В этой работе в общих чертах описана техника операции. Отмечается, в частности, и явление паралича зоба (на это в свое время указывали Эвальд и Роквелл),[10] наступавшее вследствие повреждения n. vagus. В последующем сообщении Бенуа[7] приведены результаты опытов на тиреоидектомированных утках.

Недавно Шулей[21] опубликовал работу об изменении гипофиза в период полового цикла у голубей. Попутно автор упоминает о тиреоидектомированных голубях, у которых наблюдалась депрессия в развитии семенников и изменение структуры гипофиза. Методика тиреоидектомии не описана.

В настоящей работе изложены полученные нами результаты по выработке методики экстирпации щитовидных желез у птиц.

В опытах были использованы различные птицы, отличающиеся по расположению щитовидных желез, благодаря чему удалось разработать метод тиреоидектомии, в общих чертах применимый к разным птицам.

Как оказалось, из всех обследованных нами птиц объектом, представляющим наибольшие трудности для операции, является голубь. В дальнейшем мы будем описывать технику операции применительно к голубю, делая отступления для описания особенностей, которые необходимо учитывать в применении к другим видам. Экстирпации органа у взрослых птиц труднее, чем у молодых; особенности операции у последних будут специально отмечены.

Подготовка операции и инструментарий

В течение 6—12 часов перед операцией птицу лучше не кормить. Это особенно важно в отношении птиц с сильно развитым зобом (голуби, куры).

Птица может быть укреплена на любом операционном столике с помощью 3 марлевых жгутов: два для крыльев, третий — для ног. Птицу

Фиг. 1. Столик для тиреоидектомии голубей

следует положить на спину таким образом, чтобы голова свешивалась со столика. Наиболее удобен для операции специальный столик, конструкция которого частично заимствована у Эвальда и Роквелла (фиг. 1 и 2). Тонкая доска размером 40×25×15 см укреплена с помощью двух болтов между двумя штангами (высота 25 см) [1]. Болты, проходящие через прорезы штанг, имеют на концах клеммы, с помощью которых операционная доска может быть закреплена на любой высоте. Подобное крепление вместе с тем позволяет получить любой наклон операционной доски относительно оснований, что чрезвычайно важно при операции. Специальная застежка, укрепленная на шарнирах у заднего края операционной доски, накладывается сразу на оба крыла голубя. Степень крепления застежки регулируется двумя винтами, проходящими через передний край операционной доски и ввинчивающимися в оба конца застежки. На последней смонтирована добавочная застежка для укрепления ног. Полукруглый вырез в середине переднего края доски обеспечивает необходимое для операции положение головы и шеи. Отверстия в доске, а также металлические петельки на переднем и заднем крае доски могут быть использованы для дополнительного растяжения крыльев. Они слу-

[1] Размеры относятся к столику, рассчитанному для операции на голубях.

жат, кроме того, для укрепления бинтов, необходимых для фиксации головы и шеи птиц, которые ведут себя беспокойно во время операции (утки, вороны, галки, грачи и др.). Подобная конструкция станка обеспечивает чрезвычайно быстрое и вместе с тем стабильное укрепление птицы

Фиг. 2. Крепление голубя на операционном столике

Фиг. 3. Общий вид операции

в нужном для операции положении. Крепление очень молодых птиц удобнее производить с помощью бинтов на ватной подушке, обеспечивающей как наиболее удобное положение птицы, так и лучшее сохранение температуры.

Для освещения операционного поля наиболее удобен осветительный прибор для микроскопа с лампой Punktlicht. Даваемый им сильный пучок света с помощью лобного вогнутого рефлектора отбрасывается на операционное поле (фиг. 3).

Из инструментов необходимы три тонких глазных пинцета (из них один

хирургический), глазные ножницы и два шпателя[1]. Бранши пинцетов должны быть максимально истончены и вместе с тем достаточно упруги, чтобы надежно удерживать захватываемые ткани.

Пинцеты с загнутыми браншами, рекомендуемые Эвальдом и Роквеллом, оказались менее удобными как для экстирпации, так и для наложения лигатур.

На птицах, как известно, нет необходимости в особых асептических мерах.

Операции могут проводиться без наркоза. Его особенно следует избегать при операциях на молодых птицах. Взрослые птицы хорошо переносят эфирный наркоз. Для наркоза удобно пользоваться гистологической пробиркой, с куском ваты, смоченной эфиром. Пробирка подвешивается таким образом, чтобы клюв птицы находился в верхней ее части.

Операции на взрослых голубях, грачах, галках, воронах, сороках, жаворонках проходят лучше, если применяется наркоз, тогда как на курах, утках, скворцах можно обходиться без наркоза.

Вскрытие птицы

У закрепленной на столике птицы удаляются перья, покрывающие область зоба и верхней части груди (путем ощипывания). Опасения, высказанные в свое время Эвальдом и Роквеллом относительно травмы, связанной с ощипыванием перьев, не основательны. Нельзя признать рациональным применявшееся упомянутыми авторами подстригание перьев в операционной области, ввиду кропотливости подобной работы. Вместе с тем, благодаря ощипыванию, зачатки новой генерации перьев этой области являются индикатором чистоты операции, поскольку при полном удалении тиреоидной ткани зачатки мелких перьев не развиваются (при регенерации даже незначительных фрагментов щитовидной железы развитие перьев происходит).

После ощипывания область операции, а также и окружающие перья протираются спиртом (с асептической целью и для лучшего выделения операционной области); это особенно необходимо у птиц с сильно развитым пуховым покровом.

Разрез (в среднем до 4 см длиной) делается ножницами по средней линии вниз от furcula. Минимальный размер разреза, при котором операция может быть произведена успешно, на голубях — 2 см. Кожа первоначально оттягивается хирургическим пинцетом около верхнего выступа crista sterni; в ней делается небольшой разрез, в который вставляется лезвее ножниц, и затем, постепенно оттягивая кожу в последующих участках, производится разрез необходимой длины. При этом необходимо следить за сохранностью стенок зоба и его сосудов. С помощью ручки пинцета нижняя часть зоба отделяется от подлежащих мышц, имеющиеся здесь участки жировой ткани удаляются. Мышечные пучки, подходящие к нижней части зоба, отделяются тупым способом у основания furcula. Препаровка зоба продолжается до тех пор, пока не будет полностью освобожден доступ к стенкам воздушных мешков, закрывающих вход в грудную полость. У птиц, у которых зоб развит слабо или отсутствует, операция значительно облегчается. Наиболее трудна операция в этом отношении на молодых голубях, так как зоб гипертрофирован и переполнен пищей. В дальнейшем, при экстирпации щитовидной железы с какой-либо стороны, зоб оттягивается в противоположную сторону.

Через прозрачные стенки воздушных мешков можно уже различить щитовидные железы (особенно у голубей). У всех обследованных птиц обе доли, как правило, лежат асимметрично. У голубей правая доля закрыта

[1] Одни и те же пинцеты с успехом использовались нами при операциях как на крупных взрослых птицах, так и на маленьких птенцах (через 2 — 3 дня после вылупления).

воздушным мешком наполовину, левая — полностью, так как расположена глубже. Чтобы получить доступ к железе, воздушные мешки разрезаются ножницами или отжимаются ручкой скальпеля или пинцета. Затворницкая и Зимницкий [2] рекомендуют последний способ. Наш опыт, однако, показал, что при отжатии мешков (хотя они и сохраняются целыми) возникают добавочные затруднения при операции: мешки периодически раздуваются и закрывают операционное поле, что весьма затрудняет операцию, особенно с левой стороны. У многих птиц отжатие воздушных мешков вообще не удается осуществить, например, у взрослых уток и воробьиных (легче всего это удается у взрослых петухов).

Вскрытие пекторального и трахеального воздушных мешков не вредно для птицы; при вскрытиях, через различные сроки после операции, удавалось констатировать восстановление их строения и функции.

У взрослых особей, особенно у крупных птиц, целесообразно производить два отдельных разреза, идущих под углом относительно друг друга от головки furcula к месту ее сочленения с коракоидами.

При разрезании кожи и при препаровке зоба, а иногда и при вскрытии воздушных мешков имеют место судорожные движения птицы, в результате которых наступает общий шок, заканчивающийся смертью птицы. Эти случаи, в общем, единичны и наблюдаются только у взрослых особей. Если первые симптомы (судорожное раскрывание рта с характерным вытягиванием шеи) замечены во-время, птица должна быть быстро снята со столика. При подобных явлениях уже во время экстирпации следует применять искусственное дыхание.

Топография тиреоидного аппарата

Подробные указания о топографии тиреоидного аппарата у птиц имеются в исследовании Форзиса [11]. Автор описывает положение щитовидной железы и паратироидов у представителей различных семейств, указывая на имеющиеся в этом отношении вариации. Схематизируя, автор допускает некоторые неточности, например, относительно положения щитовидных желез и паратироидов относительно vena jugularis. В новой работе Пишингера [19] также приведены сравнительные анатомические данные о топографии щитовидной железы.

Наши данные о топографии щитовидной железы основываются на анатомическом изучении, проведенном нами попутно с тиреоидектомией на следующих птицах: голуби (Columba livia var. domestica); куры (Gallus gallus var. domestica) (породы: белые леггорны, род-айланд, куропатчатые итальянцы); утки (Anas platyrhyncha var. domestica) (породы: пекинская, руанская, хаки-кембл, дюкле); индейки (Meleagris gallopavo); перепела (Coturnix coturnix); совы ушастые (Asio otus); совы болотные (Asio flammeus); пустельги (Tinnunculus cenchris); серые вороны (Corvus cornix); сороки (Pica pica); галки (Corvus monedula); грачи (Corvus frugilegus); воробьи (Passer domesticus); овсянки (Emberiza citrinella); снегири (Pyrrhula pyrrhula); зеленушки (Chloris chloris); зяблики (Fringilla coelebs); вьюрки (Fringilla montifringilla); чечетки (Acanthis flammea); жаворонки (Alauda arvensis); скворцы (Sturnus vulgaris); певчие дрозды (Turdus philomelos); клесты (Loxia curvirostra). Общее количество оперированных птиц составляет к настоящему моменту свыше 450. Операции были удачны на всех видах, за исключением Acanthis flammea и Pyrrhula pyrrhula [1].

Щитовидная железа птиц представляет собою парный орган, состоящий из двух самостоятельных долей. Как исключение иногда встречаются акцессорные дольки незначительных размеров, располагающиеся на a. caro-

[1] Часть операций произведена на материале орнитологической лаборатории биологической станции им. ак. И. П. Павлова, в Колтушах.

tis communis. Эти участки могут пролиферировать после удаления обеих основных долей органа. Их размеры у разных птиц колеблются в значительных пределах. Кроме того, размер железы изменяется в зависимости от состояния организма. У молодых птиц в период общего роста и развития оперения щитовидная железа резко увеличена. Размеры обеих долей не всегда одинаковы. Обычно эта разница невелика, лишь в редких случаях одна доля может в несколько раз превышать другую.

Форма железы или шарообразная, слегка приплюснутая в дорзо-вентральном направлении (Passeriformes), или овальная, лежащая длинной осью в кранио-каудальном направлении (голуби, куры). С возрастом форма органа также несколько изменяется.

Обе доли располагаются несимметрично, довольно глубоко в верхнем отделе грудной полости. Как правило, каждая доля находится в вершине острого угла, образуемого идущими в краниальном направлении vena jugularis и arteria carotis communis. Видовые различия, кроме формы и размеров железы, выражаются также и в степени близости каждой доли к тому или другому сосуду. Так, у голубей каждая доля располагается ближе к v. jugularis, или находится на последней и отделена от a. carotis; вследствие этого art. thyreoidea superior видна отчетливо. Напротив, у Corvidae каждая доля в большей степени связана с a. carotis, чем с v. jugularis.

Железа одета прозрачной соединительнотканной капсулой, содержащей эластические и коллагеновые волокна. Капсула состоит из двух самостоятельных слоев (capsula interna et externa). Первая охватывает фолликулярную паренхиму органа, вторая, более прочная, фиксирует долю железы на сосудах (на одном или двух). У одних птиц (Passeriformes) обе капсулы полностью сливаются, тогда как у других (голуби, куры, утки) деление выражено вполне отчетливо. Правая доля железы, располагающаяся у голубей несколько выше, чем левая, лежит на вентральной поверхности правой v. jugularis. У Passeriformes связь правой доли с v. jugularis выражена слабее, и она в большей мере связана с латерально-вентральной поверхностью правой a. carotis. Левая доля железы, как правило, располагается на вентральной поверхности v. jugularis и соединена в то же время с дорзально-латеральной поверхностью a. carotis (Passeriformes). У голубей, по сравнению с другими птицами, a. carotis communis сдвинута медиально и образует менее острый угол с v. jugularis; в результате этого железа непосредственно связана лишь с последней.

Кровоснабжение осуществляется, главным образом, через a. thyreoidea superior, отходящую от a. carotis несколько выше gl. thyreoidea. Тиреоидная артерия входит через капсулу в паренхиму органа, давая несколько разветвлений. У голубей и кур a. thyreoidea sup. подходит к правой доле железы ближе к верхнему полюсу органа, к левой — ближе к нижнему полюсу или в середине доли. A. thyreoidea inferior, связанная с нижним полюсом органа, выражена менее отчетливо; она более коротка, в некоторых случаях отсутствует. У Passeriformes a. thyreoidea sup. выходит из a. carotis около верхнего полюса железы, затем по латеральной (иногда по вентральной) поверхности органа идет в каудальном направлении и ближе к нижнему полюсу входит в паренхиму. Наиболее отчетливо она представлена у Pyrrhula pyrrhula; ее повреждение во время операции у этих птиц приводит к летальному исходу. A. thyreoidea inf. связывает дорзальную поверхность органа с находящейся под ним a. carotis.

Количество отходящих от железы сосудов подвержено видовой вариации. У голубей и кур имеется две-три крупные вены, связывающие орган с v. jugularis. У Passeriformes отчетливо выражена одна вена, именно v. thyreoidea media. У всех исследованных птиц вены отходят от дорзальной поверхности железы, хотя у некоторых (голуби и куры) при вскрытии создается впечатление, что сосуды отходят от латеральной поверхности. Подобное явление объясняется как давлением на орган окружающих

тканей, так и некоторым оттягиванием железы со стороны a. thyreoidea sup.

Из нервов — отчетливо выраженный ramus thyreoidea n. vagus, подходящий к нижнему полюсу органа иногда с вентральной, иногда с дорзальной поверхности. Топография n. vagus в этой области у птиц мало отличается от других позвоночных. Он спускается между v. jugularis и a. carotis, непосредственно прилегает к капсуле щитовидной железы. Его хорошо видно, если приподнять освобожденный от капсулы верхний полюс железы. Подобное положение n. vagus значительно осложняет операцию удаления щитовидной железы.

Наличие жировой прокладки между железой и подлежащим сосудом, напротив, способствует успеху операции. Размеры жировой подкладки находятся в зависимости от общей упитанности птицы; у молодых птиц она обычно больше, чем у старых.

В связи с возрастом меняется не только форма щитовидной железы и степень ее связи с подлежащими тканями, но и положение органа относительно соседних частей. Операции на молодых птенцах более успешны не только потому, что ткани более эластичны, сосудистая сеть менее развита и сравнительно большая жировая прокладка отделяет орган от окружающих тканей, но и потому, что орган более доступен для операции. У молодых птиц furcula очень эластична и оттянута каудально; грудные мышцы (m. pectorales) развиты еще слабо. Благодаря этому щитовидные железы расположены несколько выше относительно грудной кости, чем у взрослых. У взрослых уток и грачей, благодаря хорошо развитой мускулатуре, щитовидные железы еще менее доступны для экстирпации.

Топографию паращитовидных желез при операции также необходимо учитывать. Эти железы представлены обычно двумя долями, располагающимися у нижнего полюса щитовидной железы. Нередки случаи, когда паращитовидные железы представлены большим количеством долей, которые располагаются незакономерно в различных местах на поверхности щитовидных желез, так и в ее паренхиме (голуби). Акцессорные паратиреоиды могут располагаться на сравнительно большом расстоянии от основного органа. Соединительнотканная капсула, покрывающая щитовидную железу (c. externa), охватывает и паратиреоид.

Каждая доля паратиреоида представляет собою маленькое шаровидное тело, более твердое по консистенции, чем щитовидная железа; у молодых птиц они легко могут быть обнаружены как по желтоватому оттенку, резко отличному от темнорозового цвета щитовидной железы, так и по относительно большим размерам. У взрослых паратиреоид более тесно связан с тиреоидной тканью, и нередки случаи, когда он включается в последнюю. Из обследованных нами птиц макроскопически паратиреоид обнаруживается наиболее легко у кур, жаворонков и хищных птиц.

Строение щитовидной железы исследованных птиц весьма сходно, хотя некоторые видовые различия все же имеются.

В отличие от млекопитающих, соединительнотканный остов органа, представляющий одно целое с c. interna, у птиц выражен весьма слабо. Соединительная ткань в железе располагается на путях прохождения кровеносных сосудов. Секреторная часть органа представлена в виде фолликулов, образованных эпителием. Размеры фолликулов у разных видов разные и вариируют в зависимости от функции железы. Эпителиальные клетки в зависимости от фазы секреторного процесса также могут менять свои размеры в широких пределах. Свойства коллоида и его биологическое действие в связи с функцией органа равным образом подвержены значительным изменениям.

При резком повышении функции органа, когда экскреция активных начал из органа начинает превышать накопление таковых в фолликулах, эпителиальные клетки сильно увеличиваются в размерах, васкуляризация

органа усиливается, межфолликулярная ткань разрастается. Железа делается более твердой, и размеры ее увеличиваются (иногда в несколько раз против нормы). Удаление железы в состоянии гиперфункции встречает большие затруднения, чем при пониженной функции, когда в строении органа наблюдается обратная картина. Удаление железы в состоянии гипофункции может быть произведено легко, без значительного кровотечения. Амплитуда колебаний в размерах щитовидных желез, связанных с изменением функции, у птенцовых птиц больше, чем у выводковых.

Экстирпация железы

После вскрытия верхнего отдела грудной области птицы можно приступить к операции удаления. При операции на правой стороне ассистент сначала оттягивает правую часть furcula вверх направо. Затем изогнутый конец шпателя устанавливается несколько медиальнее верхнего полюса щитовидной железы и оттягивается в медио-краниальном направлении (отодвигая при этом зоб).

Так как кровотечение, хотя бы и небольшое, неизбежно, перед операцией между сосудами прокладывают небольшие ватные тампоны с целью воспрепятствовать затеканию крови в грудную полость и через вскрытые воздушные мешки в легкие.

В дальнейшем каждая доля железы постепенно вылущивается тупым методом из capsula externa. В процессе этой работы даже небольшая неосторожность может иметь своим следствием гибель оперируемой птицы.

Экстирпация органа начинается с удаления мембраны воздушного мешка, покрывающей железу, и вскрытия капсулы. У голубей, а также у мелких птиц, для этой цели достаточно пользоваться двумя тонкими анатомическими пинцетами, прибегая иногда к тонкому хирургическому. Стенка капсулы на вентральной стороне железы осторожно захватывается пинцетом и оттягивается вверх, затем она подхватывается вторым пинцетом и разрывается. Одновременно капсула отсепаровывается тупым путем от подлежащей паренхимы в латеральных направлениях. При операциях на взрослых утках, совах, грачах, в связи с большей плотностью соответствующих тканей, приходится прибегать к помощи тонких ножниц. Отдельные участки капсулы следует затем полностью удалять. Отделение капсулы в сторону v. jugularis может продолжаться лишь до места прикрепления органа к этому сосуду. В противоположном же направлении отделение капсулы может быть свободно произведено до поверхности v. jugularis. При дорзальной осторожности питающие железу артерии могут быть совершенно не повреждены. Операция облегчается при наличии прилегающей к органу жировой прокладки, что относится как к крупным, так и к мелким птицам. У последних вылущивание органа из капсулы идет легче, за исключением дорзальной поверхности железы. После удаления капсулы железа, удерживаемая только сосудами, сжимается и делается более округлой. Теперь могут быть наложены лигатуры на обе a. thyreoidea как у правой, так и у левой доли железы. Хотя Эвальд и Роквелл рекомендуют накладывать большое количество лигатур (5—6 двойных лигатур), мы в процессе работы первоначально пришли к выводу, что вполне достаточно по одной лигатуре на каждую a. thyreoidea sup. (у крупных птиц). Далее мы убедились, что накладывание лигатур на сосуды, тем более у мелких птиц, не является необходимым. Тем самым операция значительно ускоряется, что очень важно, так как при этом уменьшается отход.

При отделении капсулы, а в дальнейшем при отделении железы от сосудов ни под каким видом нельзя захватывать пинцетами паренхиму органа. Это правило необходимо соблюдать по двум причинам: во-первых, с целью избежать излишнего кровотечения и, во-вторых, в связи с весьма

вероятным при этих условиях оставлением кусочков тиреоидной ткани, что в дальнейшем неизбежно повлечет регенерацию. Поэтому, используя в течение всей операции два пинцета, необходимо одним захватывать подлежащие ткани, а второй подводить под железу. После того как оба пинцета сильно сжаты, концы их осторожно разводятся. В результате находящаяся между пинцетами ткань или сосуд разрываются. В последнем случае сразу разжимать пинцеты не следует, что способствует лучшему тромбированию сосудов. Особую осторожность следует соблюдать при отделении железы от vagus'a.

Таким методом производится отделение каждой доли железы от окружающих тканей и сосудов. Вначале отделяется верхний полюс железы и затем путем последовательного оттягивания отделяется весь орган (куры, утки, голуби). Иногда целесообразно начинать отделение органа с обоих полюсов. У хищных и воробьиных отделение каждой доли идет последовательно с латеральных областей.

Если накладывание лигатур не применяется, следует в первую очередь разрывать наиболее крупные сосуды, связанные с органом, например, a. thyreoidea sup. Перед разрыванием сосуда его следует несколько травмировать браншами пинцетов, что способствует тромбированию. Кровотечение в начале операции, даже сравнительно сильное, иногда идет на пользу, так как обеспечивает (если операция идет без наркоза) меньшую подвижность оперируемой птицы. При кровотечении накладывается тампон или на железу или около нее, чтобы после отсасывания вытекающей крови можно было продолжать операцию. При сильном кровотечении накладываются большие твердые тампоны, с помощью которых можно остановить даже фонтанирующий поток крови из a. carotis. В этом случае следует на некоторое время прекратить операцию на данной стороне и начинать экстирпацию другой доли. Через некоторое время (5—10 мин.) прерванная операция может быть возобновлена. Делать более длительные перерывы не рекомендуется, так как между тромбом, образовавшимся на месте поранения, и тампоном образуется более тесная связь, так что при удалении последнего кровотечение может возобновиться с прежней силой. После того как обе доли железы удалены и кровотечение полностью прекратилось, все тампоны и сгустки крови осторожно удаляются. В случае, если по каким-либо причинам железу извлечь целиком не удалось и она экстирпировалась по частям, оставшиеся фрагменты тиреоидной ткани прижигаются тонкой иглой гальванокаутера. Прижиганию подвергается также и верхний полюс паратиреоида, соприкасавшийся ранее с нижним полюсом щитовидной железы. При прижигании следует соблюдать осторожность, особенно вблизи n. vagus.

Затем область операции и края разреза освежаются физиологическим раствором. Шов (частый) накладывается только на кожу; необходимо следить, чтобы не были захвачены разорванные стенки воздушного мешка или кусочки жира. Затем поверхность кожи протирается эфиром и заливается коллодием.

Применявшиеся предшествующими авторами способы экстирпации щитовидной железы нельзя считать достаточно удовлетворительными, главным образом по той причине, что они не гарантируют полноты удаления органа. Так, например, Гринвуд и Блис[13], описавшие наиболее подробно методику экстирпации, указывают следующие два способа удаления щитовидных желез. После вскрытия капсулы ткань щитовидной железы постепенно выщипывается. Сами авторы приходят к заключению, что подобный метод не обеспечивает успеха операции, так как при первом же повреждении паренхимы железы начинается трудно останавливаемое кровотечение, что чрезвычайно затрудняет операцию. Ясно, что при таком способе полное удаление железы может быть достигнуто в весьма ограниченном количестве случаев. При втором способе щитовидная железа оттягивалась загну-

тым пинцетом и затем ножницами быстро отрезалась от подлежащей v. jugularis. Однако при этом очень часто остаются значительные фрагменты тиреоидной ткани или же имеет место значительное повреждение v. jugularis, что всегда приводит к летальному исходу. Гринвуд и Блис сами отмечают, что в том случае, когда тиреоид не был экстирпирован полностью, последующее удаление оставшихся фрагментов оказывается затрудненным. Аналогичный метод применяли также Затворницкая и Зимницкий [2]: загнутый пинцет накладывался между железой и сосудом и захваченная хирургическим пинцетом железа отрывалась. Шварц [20] применял срезание железы и отдирание ее от подлежащих тканей и также столкнулся с наличием большого числа случаев регенерации тиреоидной ткани. Из 10 оперированных птиц только у двух железы были удалены полностью. Автор правильно отмечает, что суждение о полноте экстирпации органа может базироваться лишь на результатах тщательного гистологического исследования области, где находилась щитовидная железа. Простое же вскрытие, как это было проделано Кру [9] на тиреоидектомированном петухе, нельзя считать достаточным.

Все упомянутые авторы, а также Эвальд и Роквелл [10] рекомендуют удалять обе доли щитовидной железы не сразу, а с интервалом в несколько дней. Наши наблюдения показали, что удаление обеих долей щитовидных желез в разное время нельзя рекомендовать по следующим причинам: 1) вторичное вскрытие кожи приводит в дальнейшем к некрозу значительных ее участков; 2) вторичное нарушение начавших восстанавливаться воздушных мешков (или полностью восстановившихся, если до второго вскрытия прошел значительный срок) весьма затрудняет их дальнейшее восстановление, в результате часто возникают эмфиземы; 3) компенсаторная гипертрофия оставленной доли железы.

Это явление, многократно описанное в литературе, особенно затрудняет вторую операцию, поскольку гипертрофия органа связана с переходом его в состояние усиленной функции; наряду с изменением структуры органа резко усиливается васкуляризация, что создает для экстирпации весьма неблагоприятные условия. Мы решительно рекомендуем удалять обе доли органа одновременно. При сильных кровотечениях иногда необходимо прервать операцию на 15—30 мин., но все же желательно удалить полностью обе доли до накладывания шва.

Как сказано выше, экстирпация железы в состоянии гиперфункции встречает значительно больше затруднений. Поэтому, если это допускается условиями опыта, можно для облегчения экстирпации щитовидных желез рекомендовать перед операцией искусственную тиреоидизацию птицы (например, для голубя по 100—200 мг тиреоидина per os ежедневно в течение 5—7 дней). В результате введения тиреоидина железа в короткий срок переходит в состояние гипофункции и уменьшается в размерах.

Побочные следствия операции, регенерация неполно удаленной железы, уход за оперированной птицей

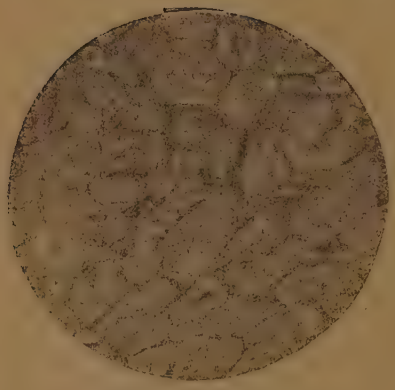
Снятая с операционного стола птица должна быть помещена в чистую изолированную клетку. Наступающая даже при успешной операции слабость связана, главным образом, с потерей крови. При значительной потере крови и длительном пребывании птицы в станке нередки случаи, когда после наложения шва птица погибает. Наилучшим критерием успешного завершения операции является то, как быстро птица в состоянии встать на ноги. Послеоперационная слабость проходит обычно через несколько часов. На следующий день птица хорошо принимает пищу и мало отличается от нормальных.

Необходимо отметить два рода побочных постоперационных явлений. Наиболее часто возникает эмфизема, являющаяся следствием нарушения

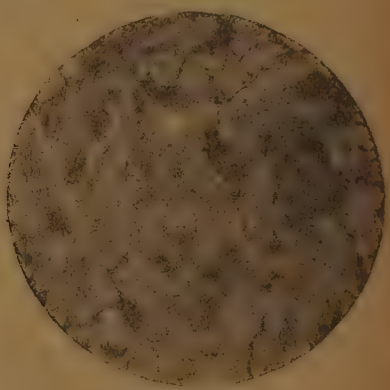
целости воздушных мешков. При сильном разрушении воздушных мешков, при неправильном наложении шва, при повторных вскрытиях эмфизема может быть очень резко выражена, тогда она не ограничивается только областью операции, но может охватывать всю область шеи, груди и живот. Своеобразный случай эмфиземы у клеста представлен на фиг. 4.

Кру [8] описал случай эмфиземы сережек у тиреоидектомированного петуха, возникшей после вторичного вскрытия птицы. В этих случаях необходимо делать небольшие разрезы кожи и выпускать воздух.

Фиг. 4. Эмфизема аптерий шеи у клеста



Фиг. 5. Структура регенерировавшей щитовидной железы галки



Фиг. 6. Строение регенерата щитовидной железы голубя

Более опасны явления, связанные с повреждением n. vagus, что у некоторых птиц (голуби, куры) приводит к параличу зоба, описанному у голубей впервые Эвальдом и Роквеллом. В этом случае птица сначала охотно поедает корм, но зоб скоро переполняется пищей, так как она не проходит далее. В результате птица погибает при явлениях сильного истощения.

В других случаях повреждение вагуса вызывает нарушение ритма дыхания, что приводит к асфиксии. При достаточном навыке повреждение вагуса всегда может быть избегнуто. Вначале во время первых операций эти случаи очень часты.

Последствием неудачной операции является также регенерация тиреоидной ткани. Несмотря на тщательность, она происходит довольно часто. Если у 50% оперированных птиц имеет место регенерация, операции нужно считать весьма успешными. В большинстве случаев регенераты могут быть

обнаружены уже макроскопически. Это не исключает, однако, необходимости последующего тщательного гистологического исследования области расположения щитовидной железы, так как в ряде случаев регенерат удается обнаружить только на срезах. Иногда размер регенерата превос-

Фиг. 7. Тиреоидектомированные голуби. Область операции у левого (через два месяца после операции) осталась голой, у правого (через 10 месяцев после операции) покрыта редкими дефективными перьями

ходит удаленный орган. На фиг. 5 и 6 приведены фото двух регенерировавших участков щитовидной железы у голубя и галки. Гистоструктура регенерата указывает на наличие усиленной функции секреторной ткани

Фиг. 8. Перья нижней области зоба голубя до операции (налево) и через 10 мес. после операции (направо)

При наличии регенерации тиреоидной ткани изменения в формообразовании, наступающие в результате полной тиреоидектомии, или не обнаруживаются или, появившись спустя некоторое время после операции, исчезают. При этом играют роль как размеры оставшегося участка, так и интенсивность его последующей регенерации.

Индикаторы полной тиреоидектомии

В заключение остановимся на тех специфических изменениях в жизнедеятельности организма, которые являются прямым следствием отсутствия гормона щитовидной железы.

Следует учесть, что при экстирпации щитовидной железы не только исчезает гормон щитовидной железы, но изменяется и функция других компонентов эндокринной системы; соответствующие изменения безусловно происходят и в состоянии нервной системы и в обмене веществ.

Здесь мы не будем касаться всего комплекса изменений, наступающих после удаления тиреоидного аппарата; остановимся лишь на реакциях, которые являются специфическими для тиреоидектомии и могут быть использованы в качестве индикаторов для суждения об удаче операции, т. е. о полноте удаления тиреоидной ткани. Гормон щитовидной железы является, как известно, одним из существенных компонентов гуморальной среды организма, необходимых для процесса нормального развития. Рост молодых животных при отсутствии тиреоидного гормона тормозится. Вместе с тем имеется еще ряд факторов, как эндокринной природы, так и не специфических, выключение которых имеет своим следствием аналогичный феномен. Хотя явление торможения роста и является специфической реакцией тиреоидектомии, она, естественно, может быть использована только на молодых птицах. Наряду с ростом в зависимости от гормона щитовидной железы находится такой элемент общей дифференцировки организма, как развитие перьевого покрова. Эта реакция строго специфична, как показатель действия гормона щитовидной железы. У тиреоидектомированных птиц рост перьев на некоторых птерилиях вообще не происходит. В других случаях рост пера сильно замедлен, перо вырастает более узким и коротким. О полноте тиреоидектомии хорошо судить по тому, появляются или нет пеньки в области зоба, где перед операцией было произведено ощипывание перьев. В случае, если экстирпация органа была произведена полностью, кожа в области операции перьями не покрывается или, спустя несколько месяцев, покрывается дефектными перьями (фиг. 7 и 8).

Фиг. 9. Первостепенные маховые перья жаворонка. Налево — контроль, направо — опыт

Фиг. 10. Первостепенные маховые перья голубя. Налево — контроль, направо — опыт

Другим индикатором является истончение опахал вновь отрастающих перьев. Оно было констатировано нами почти у всех обследованных видов. У тиреоидектомированных птиц истончение опахал происходит у крупных перьев (маховые и рулевые), если рост последних был вызван после операции (фиг. 9 и 10). Если развитие пера началось до операции, после тиреоидектомии оставшаяся часть опахала оказывается более узкой, чем в норме. Таким образом, истончение развивающихся опахал и отсутствие регенерации мелких перьев являются надежными индикаторами для суждения о полноте тиреоидектомии. Результаты гистологического обследования области нахождения щитовидной железы всегда хорошо согласуются с сделанными предварительно на основании данных по развитию перьев выводами.

Лаборатория механики развития
Институт эволюционной морфологии
им. А. Н. Северцова
Академия Наук СССР

Поступило
28. IX. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Завадовский Б., Очерки по внутренней секреции, Москва, 1928.
[2] Затворницкая З. А. и Зимницкий В. С., Щитовидная железа в условиях эксперимента, Арх. анат. гистол. и эмбриол., т. XI, 1932.
[3] Затворницкая З. А. и Зимницкий В. С., Мозговой придаток птиц в свете экспериментальных данных, Арх. анат. гистол. и эмбриологии, т. XI, 1922.
[4] Лекторский И. Н. и Кузьмина Н. А., Роль щитовидной железы в процессе развития оперения у птиц, Труды ин-та морфогенеза, т. IV, 1936.
[5] Basinger H. R., The control of experimental cretinism, Arch. Int. Med., 17, 1916.
[6] Benoit J. et Aron M., Sur le conditionnement hormonique du développement testiculaire chez les oiseaux, Résultats de la thyroïdectomie chez le coq et le canard, C. R. Soc. Biol., 116, 1934.
[7] Benoit J., The interrelation between the eiver and certain endocrines (thyroid, pituitary, gonads) in the domestic duck, C. R. Soc. Biol., Paris, 125, 1937.
[8] Crew F. A. E., A note on a case of peculiar surgical emphyseme in the fowl, Veter. Journ., 82, 1926.
[9] Crew F. A. E., Die Wirkungen der Schilddrüsenektomie am hennengefiederten Hahn, Arch. Geflügelkunde, I, 1927.
[10] Ewald J. R. u. Rockwell, Extirpation der Thyreoidea an Tauben, Pflügers Arch., 47, 1890.
[11] Forsith D., Brit. Med. Journ., 1907. Цитировано по Pischinger.
[12] Gley E., Recherches sur la fonction de la glande thyroïde, Arch. Physiol. norm. path., 1892.
[13] Greenwood A. W. a. Blyth J. S. S., An experimental analysis of the plumage of the Leghorn fowl, Proc. Roy. Soc., Edinburgh, 49, 1928—1929.
[14] Hofmeister F., Zur Physiologie der Schilddrüse, Fortschr. Med., 10, 1892.
[15] Hofmeister F. u. Hagenbach E., Experimentelle Untersuchungen über die Folgen des Schilddrüsenverlustes, Beitr. Klin. Chir., 11, 1894.
[16] Lanz O., Progenitur Thyreopriver, Arch. Klin. Chir., 74, 1904.
[17] Noether P., Über die Wirkung des thyreotropen Hormons des Hypophysenvorderlappens auf das Leghuhn, Klin. Wochschr., 11, 1932.
[18] Parhon G. J. et C. Parhon-fils, Contribution á l'étude des suites de la thyroïdectomie chez les jeunes oiseaux. Ses effects sur la croissance et le développement du plumage. Infantilisme thyroïdien experimental, C. R. Soc. Biol., 91, 1924.
[19] Pischinger A., Kiemenanlagen und ihre Schicksale bei Amnioten Schilddrüse und epitheliale Organe der Pharynxwand bei Tetrapoden, Handb. vergl. Anat. d. Wirbthiere, Bd. III, Urban u. Schwarzenberg, Berlin u. Wien, 1937.
[20] Schwarz E., Pigmentierung, Form und Wachstum der Feder des Haushuhns in Abhängigkeit von der Thyreoideafunktion, Roux' Arch., 123, 1930.
[21] Schooley J. P., Pituitary cytology in pigeons, Quantitative Biology, 5, 1937.
[22] Simpson Sutherland, Effect of thyroidectomy on the cutaneous system in the sheep, Quart. Journ. of Exp. Phys., 14, 1924.
[23] Simpson Sutherland, The effect on thyroparathyroidectomy on the adult sheep, Quart. Journ. of Exp. Phys., 14, 1924.
[24] Vermeulen, Arch. Neerland de physiol., 13, 1928. Цитировано по Затворницкой и Зимницкому.

A. A. WOITKEWITSCH. ON A METHOD OF THYROIDECTOMY IN BIRDS

SUMMARY

In order to guarantee the success of thyroidectomy in birds the following procedure should be adhered to:

Fasten the bird securely to the operating table; have at hand the proper instrument; illuminate the field of operation to the maximum extent; remove the gland by gradual excision beginning from the poles of each lobe; remove both lobes of the gland simultaneously without injuring the parenchyma of the organ; tear (or bind with a ligature) the large blood vessels at the beginning of the operation; use a galvanocauter in order to prevent possible regeneration; avoid any traumatism of n. vagus; sew up the incision in a close, firm suture; puncture promptly any swellings on the skin in case of emphysema.

Содержание

Генетика

Н. А. Беловицкая и Е. И. Гречухин. Об однодомной конопле 311

Л. П. Бреславец. Морфологические изменения конопли, вызванные рентгеновскими лучами. I. Макроскопические наблюдения 335

А. А. Прокофьева-Бельговская. Цитологическое изучение „простых разрывов" в инертном районе X-хромосомы Drosophila melanogaster . . 349

А. А. Прокофьева - Бельговская. Инертные районы внутренних частей X-хромосомы Drosophila melanogaster 362

Е. В. Элладн. Наследование длины вегетационного периода у гибридов льна 371

Зоология

В. А. Мейен. К вопросу о годовом цикле изменений яичников костистых рыб 389

Механика развития

Б. Г. Новиков. Половой гормон и признаки пола у Perdix perdix L. . 421

Д. Рывкина и А. Стриганова. Тканевой обмен при заживлении ран . 445

А. Н. Студитский. Экспериментальные исследования по гистогенезу костной ткани 457

А. А. Войткевич. О методе тиреоидектомии птиц 469

Sommaire

Génétique

N. A. Belovitskaya and E. I. Grechukhin. On the monoecious hemp . 333

L. P. Breslavets. Morphological changes in hemp induced by X-radiation. I Macroscopic observations 348

A. A. Prokofyeva-Belgovskaya. Cytological study of the „simple-breaks" in the inert region of the scute 8 chromosome of Drosophila melanogaster 359

A. A. Prokofyeva-Belgovskaya. Inert regions in the inner part of the X-chromosome of Drosophila melanogaster 369

K. V. Elladi. Inheritance of length of vegetative period in flax hybrids . . 388

Zoologie

V. A. Mayenne. Le cycle annuel des changements de l'ovaire des Téléostéens 419

Mécanique du développement

B. G. Novikov. Sex hormones and sexual characters in Perdix perdix Z. 440

D. Ryvkina and A. Striganova. On the tissues metabolism at wound healing 455

A. N. Studitsky. Recherches expérimentales sur l'histogénèse du tissu osseux 467

A. A. Woitkewitsch. On a method of thyroidectomy in birds 483

Редактор Н. И. Малаховский Техн. редактор В. С. Григорьев

Сдано в набор 8/V 1939 г. Подп. к печ. 10/IX 1939 г. П. л. 11+½ л. вклейки. В 1 п. л. 66 т. зн. Тираж 3100 экз. Уполн. Главлита № А—17589. АНИ № 1770. Зак. 2313.

Типография им. Володарского, Ленинград, Фонтанка, 57.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ВНИМАНИЮ НАУЧНЫХ РАБОТНИКОВ, УЧРЕЖДЕНИЙ И ОРГАНИЗАЦИЙ, ВУЗОВ, ТЕХНИКУМОВ, ПЛАНОВЫХ КОМИССИЙ, ПАРТКАБИНЕТОВ И БИБЛИОТЕК СССР

С расширением деятельности научных учреждений Академии Наук СССР из года в год значительно возрастает количество выпускаемых ими трудов.

Чтобы облегчить и ускорить продвижение этих трудов к разнообразным группам потребителей научной книги,

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ВВЕЛО В ПРАКТИКУ

КНИЖНЫЙ АБОНЕМЕНТ,

т. е. порядок **регулярной высылки новых изданий** на основе предварительной заявки абонента, в которой оговорены интересующие его постоянные серии трудов и тематических сборников, выпускаемых научными учреждениями Академии Наук СССР.

ПРЕИМУЩЕСТВА КНИЖНОГО АБОНЕМЕНТА:

1. Абонемент даст возможность получать все выпускаемые серийные труды **немедленно по выходе из печати.**

2. Научный работник или учреждение, состоящие постоянными абонентами, **получают издания** Академии Наук СССР **в первую очередь,** независимо от ограниченности тиража, так как при тиражировании книг их заявки учитываются как твердые заявки потребителей книги.

3. Имея гарантию Издательства в получении очередной книги из намеченной серии, **абонент избавляется от поисков и потери времени,** неизбежных при последующем подборе необходимых книг.

4. Постоянным абонентам обеспечено внеочередное выполнение всех их заказов и высылка справок информационно-библиографического характера, а также подбор и высылка всех изданных Академией Наук СССР трудов, **имеющихся на** складе Издательства.

КНИГИ ВЫСЫЛАЮТСЯ НАЛОЖЕННЫМ ПЛАТЕЖОМ

Проспект Абонементного сектора с перечнем основных серий и сборников **высылается по требованию бесплатно.**

Требования следует направлять по адресу: *Москва, Б. Черкасский пер., дом № 2, Абонементному сектору „АКАДЕМКНИГА".*

Цена 9 руб.

ПРОДОЛЖАЕТСЯ ПОДПИСКА

НА ЖУРНАЛЫ

АКАДЕМИИ НАУК СССР

на второе полугодие 1939 года

№№ п/п	НАИМЕНОВАНИЕ ЖУРНАЛА	Количество номеров	Подписная цена на 6 м.
1	Вестник Академии Наук	6	15.—
2	Доклады Академии Наук, на русск. яз.	18	54.—
3	„ „ „ „ иностр. „	18	54.—
4	Математический сборник	3	27.—
5	Известия Академии Наук, серия математическая	3	18.—
6	Известия Академии Наук, серия геологическая	3	18.—
7	Известия Академии Наук, серия географическая и геофизическая	Подписка закрыта	
8	Физико-математический реферативный журнал	6	36.—
9	Химический реферативный журнал	6	42.—
10	Известия Академии Наук, серия биологическая	3	27.—
11	Зоологический журнал	Подписка закрыта	
12	Автоматика и телемеханика	3	18.—
13	Известия Отделения технических наук	5	30.—
14	Наука и жизнь	Подписка закрыта	
15	Природа	6	18.—
16	Астрономический журнал	Подписка закрыта	
17	Записки Минералогического общества	2	16.—
18	Известия Географического общества	Подписка закрыта	
19	Журнал экспериментальной и теоретической физики	6	36.—
20	Журнал технической физики	12	60.—
21	Journal of physics	6	24.—
22	Журнал физической химии	6	36.—
23	„ общей химии	12	48.—
24	„ прикладной химии	6	36.—
25	Acta physicochimica URSS	6	45.—
26	Советская ботаника	Подписка закрыта	
27	Микробиология	Подписка закрыта	
28	Почвоведение	Подписка закрыта	
29	Ботанический журнал	3	12.—

ПОДПИСКУ И ДЕНЬГИ НАПРАВЛЯТЬ:

Москва, Б. Черкасский пер., д. 2, „АКАДЕМКНИГА".
Текущий счет № 150376 в Московской городской к-ре Госбанка.

Подписка принимается также

доверенными к-ры „Академкнига", всеми отделениями „Академкнига", Союзпечати и Когиза, Техпериодикой ГОНТИ и повсеместно на почте.